

SÉRIE A, N° 3181

N° D'ORDRE :

4053

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CLAUDINE PETIT

1^{re} THÈSE. — LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE ET PSYCHO-PHYSIOLOGIQUE DE
LA COMPÉTITION SEXUELLE CHEZ *Drosophila melano-*
gaster.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 mars 1958 devant la Commission d'examen.

M. TEISSIER..... *Président.*

Mlle COUSIN..... } *Examineurs.*

M. LAMOTTE..... }

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
405, Boulevard Raspail

1959

SÉRIE A, N° 3181

N° D'ORDRE :

4053

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CLAUDINE PETIT

1^{re} THÈSE. — LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE ET PSYCHO-PHYSIOLOGIQUE DE
LA COMPÉTITION SEXUELLE CHEZ *Drosophila melano-*
gaster.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 mars 1958 devant la Commission d'examen.

M. TEISSIER..... Président.

M^{lle} COUSIN..... } Examineurs.

M. LAMOTTE..... }



PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1959

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen

J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	GALLIEN	T	Embryologie.
PAUTHENIER	T	Electrotechnique générale.	EICHORN	T	Biologie végétale (P.C.B.)
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S.P.C.N.)
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	THELLIER	T	Physique du Globe.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.	L'HÉRITIER	T	Génétique.
LAUCIER	T	Physiologie générale.	GRIVET	T	Radioélectricité.
M. CURIE	T	Physique (S.P.C.N.).	PONCIN	T	Mécanique des fluides.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	THIRY	T	Mécanique appliquée.
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique	DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.
Jacques BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	QUELET	T	Chimie organique.
PLANTFOL	T	Botanique.	CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
GRASSÉ	T	Evolution des êtres organisés.	CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	CUVILLIER	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	JUNG	T	Pétrographie.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.
WYART	T	Minéralogie.	WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
TEISSIER	T	Zoologie.	JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste.
MANGENOT	T	Biologie végétale.	VASSY		Physique de l'atmosphère
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	DESTOUCHES		Théories physiques.
MONNIER	T	Physiologie générale.	M. PRUVOST	T	Géologie.
PIVETEAU	T	Paléontologie.	AMIEL	T	Chimie générale.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	HOCART	T	Minéralogie.
H. CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	J.-P. MATHIEU	T	Physique (P.C.B.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.	COUTEAUX	T	Biologie animale (P.C.B.)
FAYARD	T	Géométrie supérieure.	MAY	T	Biologie animale (P.C.B.)
COULOMB	T	Physique du Globe.	CHOQUET	T	Calcul différentiel et intégral.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (S.P.C.N.).	FELDMANN	T	Biologie (P.C.B.)
André CHRÉTIEU	T	Chimie minérale.	GUINIER	T	Physique des solides.
P. DRACH	T	Zoologie.	JOST	T	Physiologie comparée.
KASTLER	T	Physique.	FORTET	T	Calcul des probabilités.
EPHROSSI	T	Génétique.	SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
RIVIÈRE	T	Géologie (S.P.C.N.).	MALAVARD	T	Aviation.
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P.C.B.)	BRELOT	T	Calcul différentiel.
LUCAS	T	Recherches physiques.	NORMANT	T	Chimie organique.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	BÉNARD	T	Chimie (P.C.B.).
ARNULF	T	Optique appliquée.	BUVAT	T	Botanique (E.N.S.).
Max MORAND	T	Enseignement de Physique.	DUGUÉ	T	Statistiques mathématiques.
SOLEILLET	T	Physique.	GELOSO	T	Chimie (S.P.C.N.).
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.	SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
DANJON	T	Astronomie.	ULRICH	T	Physiologie végétale.
LAPORTE	T	Physique générale et Radioactivité.	MARÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	KIRRMANN	T	Théories chimiques.
PETT	T	Biologie maritime.	CHADEFAUD	T	Botanique.
			DESTRIAU	T	Physique (M.P.C.).
			M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie générale.
			SALEM	T	Mathém. générales.
			LELONG	T	Mathém. générales.

DEVILLERS	Anatomie et Histologie comparées.	J. E. DUBOIS	T	Chimie (S.P.C.N.).
EHRESMANN	T Topologie algébrique.	LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
FRANÇON	Physique (S.P.C.N.).	MICHEL	T	Chimie (S.P.C.N.).
GLANGEAUD	T Géogr. physique et Géol. dynamique.	OLMER	T	Énergétique générale.
GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.).	ROUAULT	T	Physique générale.
PISOT	T Calcul des probabilités.	GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
E. ROCH	T Géologie.	BARCHÉWITZ		Chimie physique.
SCHATZMANN	T Astrophysique.	BROSSEL		Physique atomique.
TERMIER	T Paléontologie stratigr.	BUSER		Biologie animale (P.C.B.)
ZAMANSKY	T Mathém. générales.	CAMUS		Biologie végétale (P.C.B.)
JOLIOT	T Physique nucléaire et Radioactivité.	CASTAING		Physique générale.
LENNUIER	Physique (P.C.B.).	CURIEN		Minéralogie et Cristallog.
RIZET	Génétique.	MOYSE		Physiologie végétale.
M ^{me} TONNELAT	Théories physiques.	NOIROT		Évolution des Êtres organ.
DIXMIER	Mathématiques (M.P.C.).	PANNETIER		Chimie (P.C.B.).
SOUGHAY	Chimie générale (P.C.B.).	POSSOMPES		Biologie animale (P.C.B.)
AIGRAIN	Physique (P.C.B.).	PULLMANN		Chimie théorique.
BRUSSET	Chimie minérale.	TEILLAC		Physique nucléaire et Radioactivité.
M. LEVY	Physique théorique.	TONNELAT		Biologie physico-chimique.
LENORMANT	Physiologie.	VILLE		Économétrie.
M ^{me} CHAIX	Chimie biologique.	WILLEMART		Chimie (P.C.B.).
M ^{me} HUREL-PY....	Biol. végétale (P.C.B.).	DODE		Chimie.
PIAUX	Chimie (P.C.B.).	FREYMANN		Physique (S.P.C.N.).
BRUN	Méc. expér. des fluides.	GUINOCHE		Biologie végét. (Orsay).
LEDERER	T Chimie biologique.	ROLLET		Chimie (P.C.B.).
M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques.	M ^{lle} JOSIEN		Chimie (P.C.B.).
M ^{me} LELONG	T Mathématiques (E.N.S.).	CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et
BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.).	DESNUCELLE	T	théor. des groupes.
COTTE	T Physique (M.P.C.).			Chimie biologique.

Secrétaire Général..... CH. MONIER.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE
ET PSYCHO-PHYSIOLOGIQUE DE
LA COMPÉTITION SEXUELLE
CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE ET PSYCHO-PHYSIOLOGIQUE DE LA COMPÉTITION SEXUELLE CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Avec figures).

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	249
CHAPITRE PREMIER. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES	253
I. — Matériel.	253
II. — Techniques d'élevage	254
III. — La mesure du coefficient de sélection sexuelle.	255
IV. — Les méthodes statistiques.	257
CHAPITRE II. — COMPÉTITION SEXUELLE ENTRE SOUCHES ISOGENIQUES NE DIFFÉRENT QUE PAR UNE MUTATION	260
I. — Compétition sexuelle entre <i>Bar</i> et son allélomorphe <i>sauvage</i>	260
II. — Compétition sexuelle entre <i>white</i> et son allélomorphe <i>sauvage</i>	265
III. — Les variations du coefficient de sélection sexuelle et l'évolution des populations.	270
CHAPITRE III. — LES VARIATIONS SPONTANÉES DU COEFFICIENT DE SÉLECTION SEXUELLE	271
I. — Les variations de la compétition entre <i>Bar</i> et son allélomorphe <i>sauvage</i>	271
II. — Caractéristiques de la souche <i>Bf</i>	274
A. — Identification génétique du mutant	274
B. — La souche <i>fbjn</i>	276
C. — Mutabilité de la souche <i>Bf</i>	277
D. — Les variabilités du coefficient et la mutabilité.	279
III. — Les variations de la compétition entre <i>white</i> et son allélomorphe <i>sauvage</i>	279
IV. — Discussion.	282

	Pages
CHAPITRE IV. — INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA COMPÉTITION SEXUELLE	283
I. — Influence de l'alimentation	283
II. — Influence de l'hygrométrie	285
III. — Influence de la densité	286
IV. — Influence de la température	288
V. — Influence de l'âge	291
VI. — Influence de la température et de l'âge.	295
Conclusion	296
CHAPITRE V. — LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA COMPÉTITION SEXUELLE . . .	296
I. — Action du gène <i>white</i> sur la compétition sexuelle.	297
II. — La vitesse d'accumulation des gènes responsables de la sélection sexuelle	300
III. — Influence de la mutabilité sur la compétition sexuelle.	300
A. — Sélection dans une souche isogénique	302
B. — Sélection après irradiation	304
C. — Sélection dans une souche hétérogène	305
IV. — Conclusions	309
CHAPITRE VI. — LE MÉCANISME DE LA SÉLECTION SEXUELLE ENTRE <i>WHITE</i> ET SON ALLÉLOMORPHE SAUVAGE	309
I. — La parade nuptiale du mutant <i>white</i> et de son alléломorphe <i>sauvage</i>	310
II. — La nature des stimuli sexuels	313
CHAPITRE VII. — ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE DE QUELQUES STIMULI SEXUELS	314
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	320
RÉSUMÉ	322
BIBLIOGRAPHIE	324

INTRODUCTION

Si l'homme réussit à obtenir le Mulet et le Bardot, on ne voit pas, même en élevage, d'accouplements spontanés entre Jument et Ane ou Anesse et Cheval. Cette répugnance au croisement en l'absence même d'incompatibilités mécaniques, est due à des mécanismes psycho-physiologiques complexes liés à des couleurs, odeurs ou comportements et constitue pour les systématiciens l'un des critères essentiels de l'espèce.

Ces phénomènes, que DOBZHANSKY a réunis sous le terme « d'isolement sexuel », présentent une importance considérable quant à l'évolution : conservateurs, ils maintiennent l'isolement des espèces en empêchant le brassage des patrimoines héréditaires et permettent la cohabitation sans mélange d'individus dont les hybrides seraient peu viables ou stériles (HUXLEY, 1938 ; MAYR, 1942 ; DOBZHANSKY, 1951) ; novateurs, ils s'établissent entre deux populations auxquelles ils permettent des évolutions divergentes.

Cet isolement caractéristique de l'espèce existe-t-il à des degrés moindres au niveau subs spécifique? Durant un temps considérable, les généticiens de populations ont répondu négativement à cette question. Non que les répercussions des différents types de croisements fussent ignorées : depuis des siècles, les éleveurs fabriquent de nouvelles races d'animaux en complétant l'action de la sélection par le croisement des individus identiques, c'est-à-dire par l'homogamie — et les recommandations divines à Abraham en vue de garantir la pureté de sa lignée (Genèse 24) ne sont en fait qu'une illustration sublimée de cette pratique. Mais une telle sélection semblait inconcevable dans la nature, peut-être par réaction contre l'anthropomorphisme des entomologistes du XIX^e siècle, anthropomorphisme qui finit par amener DARWIN (1871) à faire de la sélection sexuelle l'un des moteurs essentiels de la transformation des espèces. Pourtant, si des isollements partiels existent au niveau subs spécifique, ils peuvent être considérés comme un premier pas vers la différenciation et l'étude des mécanismes qui les déterminent est susceptible d'éclaircir certaines étapes de la spéciation.

Durant le premier tiers du XX^e siècle, les travaux sur l'isolement sexuel sont le fait de quelques isolés, qu'il s'agisse de PEARSON et LEE montrant une légère tendance à l'homogamie dans l'espèce humaine (1903), ou de LUTZ mettant en évidence des phénomènes d'homogamie entre *Drosophiles* à ailes normales et extra-veinées (1911). Malgré les recherches de STURTEVANT (1915) sur les parades nuptiales de *Drosophila melanogaster* et leur influence possible sur les croisements, l'attention des généticiens ne se porte sérieusement sur la sélection sexuelle qu'à partir de 1938 avec l'article critique de HUXLEY : *The present standing of the theory of sexual selection*, et la démonstration par DOBZHANSKY et KOLLER d'une légère tendance à l'homogamie entre races géographiques de *Drosophila pseudoobscura* et *miranda*. Une longue série d'expériences sur la *Drosophile* s'ouvre ainsi, mais d'autres groupes dont les Poissons *Platyptilichthys maculatus* (GORDON, 1947) et *Lebistes* (HASKINS, 1949), le Mollusque *Cepea nemoralis* (LAMOTTE, 1951), la Souris *Peromyscus maculatus* (BLAIR et HOWARD, 1944) seront néanmoins prospectés.

Les recherches vont d'abord s'orienter vers la comparaison de l'isolement sexuel entre races géographiques, l'examen entre groupes plus ou moins lointains tant sur le plan géographique que systématique semblant susceptible d'éclaircir le mécanisme d'établissement du phénomène.

En 1942, STALKER montre un début d'homogamie entre races de *Drosophila americana* originaires de différents points de l'Ohio. DOBZHANSKY et MAYR commencent en 1944 une série de recherches sur l'isolement entre races brésiliennes et guatémaltèques de *Drosophila willtoni*; mais ce travail auquel participent entre autres BURLA, et DA CUNHA (1949) montre un croisement de type plutôt sélectif qu'homogamique : les deux types de mâles inséminent de préférence les femelles brésiliennes, de sorte que le flux génique est modifié mais non arrêté.

Des résultats analogues sont trouvés par PATTERSON (1942 à 1947) et un groupe de chercheurs de l'Université du Texas : CROW (1942), GRIFFEN, MAINLAND (1942), SEARS (1947), STONE (1942), WHEELER (1947), WHARTON (1947),

qui réalisent des monographies extensives sur *Drosophila virilis* et *americana*, *melanica*, *funnebris*, *hydei*, analysent l'influence du milieu sur l'isolement, et mettent en évidence les réactions d'insémination.

Drosophila prosaltans, examinée par DOBZHANSKY et STREISINGER (1944) semble indiquer l'existence d'un certain ordre entre races géographiques, les femelles les plus nordiques étant toujours préférées ; mais les recherches de DOBZHANSKY (1944) sur *Drosophila sturtevantii*, où se manifeste un isolement naissant sans liaison avec la position géographique limitent la portée des premiers résultats. Ce dernier travail amène DOBZHANSKY à penser que le passage du croisement préférentiel à l'homogamie pouvant se faire par sélection, il n'y a pas entre eux de différence fondamentale, hypothèse dont les conséquences, quant à la spéciation, peuvent être considérables.

Un peu plus tard, alors que l'existence de l'isolement sexuel ne fait plus aucun doute, une analyse de ses répercussions sur l'évolution des populations est tentée par la mesure directe de l'isolement sexuel en re mutants dans des populations expérimentales de *Drosophila melanogaster* : MERRILL (1949) compare l'évolution théorique d'une population renfermant quatre mutants dont il mesure les coefficients d'isolement à l'évolution expérimentale d'une population de même type. Une expérience similaire relative à la concurrence *white-sauvage* est présentée par REED et REED (1950). L'influence de la sélection sexuelle est évaluée dans la concurrence *Bar-sauvage* par PETIT (1951). Enfin, tout récemment, MORPURGO et NICOLETTI (1956) reprennent la concurrence *white-sauvage* et déterminent le rôle de la sélection sexuelle par rapport aux différents facteurs qui entrent en jeu.

Les populations expérimentales ont inspiré aussi quelques monographies relatives à la concurrence inter-mutants chez *Drosophila melanogaster* ; signalons celle de DIEDERICH (1941) sur *yellow-white*, celle de BOESIGER (1951) sur *vermilion-cinnabar*, de TEBB et THODAY (1956) sur *white-apricot*.

Simultanément, une troisième tendance visant à l'analyse du déterminisme génétique de l'isolement sexuel se dessine : TAN, dès 1946, essaie de localiser les gènes responsables de l'isolement chez *Drosophila persimilis* et *pseudobscura* ; puis MATHER et HARRISON (1949), en cherchant à sélectionner des lignées de *Drosophila melanogaster* à nombre de soies abdominales de plus en plus élevé trouvent que certains caractères, dont l'isolement sexuel, répondent corrélativement ; des expériences complémentaires les amènent à conclure que l'isolement sexuel entre leurs lignées est dû à un système polygénique du second chromosome imbriqué avec le système polygénique déterminant le nombre de soies. Cette conception polygénique est confirmée par KOOPMAN (1950) qui attribue l'augmentation d'isolement constatée entre populations expérimentales de *pseudoobscura* et *persimilis* à la sélection sexuelle, et par WALLACE (1950) : croisant deux souches de *Drosophila melanogaster* issues de localités fort éloignées et marquées par deux récessifs différents, il voit les homozygotes, qui se sont maintenus stables pendant douze générations, décliner soudain de façon significative par suite de l'établissement d'un isolement sexuel. J'explique par un mécanisme de même type les variations

du degré d'isolement trouvé entre *Bar* et *sauvage* et *white* et *sauvage* dans une souche à haute mutabilité (PETIT, 1953, 1954, 1955).

Les recherches actuelles sur l'isolement sexuel continuent à s'orienter dans ce sens : KNIGHT, ROBERTSON et WADDINGTON (1956) montrent qu'un isolement partiel entre deux souches de *Drosophila melanogaster* ne différant que par des marqueurs finit par s'établir en sélectionnant la descendance des mouches qui se croisent avec leurs semblables. Le rôle du contexte génétique et l'influence du cytoplasme ont été mis en évidence par ELENS (1957), dans la concurrence *ebony-sauvage*. Ses résultats rappellent ceux, inexpliqués, de MAYR (1946), relatifs à *pseudoobscura-persimilis*, espèces généralement homogamiques, mais dont les hybrides femelles, quand ils existent, se croisent plus volontiers avec les mâles dont le génotype est identique à celui de leur propre mère.

Des investigations dans le domaine du comportement complètent ces recherches génétiques ; elles tendent à élucider la nature des mécanismes d'isolement et se proposent de déterminer si le croisement sélectif est un aspect particulier de l'homogamie ou correspond simplement à une différence de vigueur des individus en présence : MAYR (1946) a examiné le comportement sexuel de *Drosophila pseudoobscura* et *persimilis*, SPIETH (1952) celui de 101 espèces du genre *Drosophila*. Tout récemment, BASTOCK et MANNING (1955), puis BASTOCK (1956) ont analysé l'enchaînement des mécanismes de la parade nuptiale du mutant *yellow* de *Drosophila melanogaster*, tandis que BOESIGER (1957) décrivait celle de *vermilion-cinnabar*.

Si l'étude des races géographiques et des populations expérimentales a permis d'établir l'existence de l'isolement sexuel et de fixer ses limites, la recherche du déterminisme génétique et de ses incidences sur le comportement est sans doute plus propre à éclaircir les origines de l'isolement et les mécanismes de spéciation qui en découlent : le problème se pose en effet de façon toute différente selon que l'isolement est un phénomène établi, fixe, de déterminisme mendélien, ou, au contraire, extrêmement malléable, sensible aussi bien aux conditions de milieu qu'aux variations génétiques. Alors que dans le premier cas, il n'est concevable que secondairement entre deux populations, il peut, dans le second, mener à l'isolement de deux formes à partir d'une même population.

Ainsi que je l'ai indiqué précédemment, c'est l'étude de l'évolution des populations expérimentales qui m'a amenée à examiner la seconde hypothèse : l'analyse des variations du coefficient d'isolement sexuel constitue donc le sujet de ce mémoire.

Ce travail a été réalisé au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne, sous la direction de M. le Professeur TEISSIER, qui me révéla la possibilité d'un contrôle expérimental des phénomènes de l'évolution et m'initia à la rigueur de la Génétique des populations. Je tiens à lui exprimer toute ma respectueuse gratitude pour la bienveillance avec laquelle il voulut bien m'accueillir dans son laboratoire, suivre et guider ces recherches. Ses conseils, ses critiques et son affection me furent de précieux encouragements.

J'ai été, durant l'élaboration de ce travail, Assistante au S. P. C. N. où Mlle COUSIN, Professeur, me témoigna toujours beaucoup de compréhension et d'intérêt. Qu'elle trouve ici l'expression de ma vive reconnaissance.

Tous mes remerciements vont à M. le Professeur LAMOTTE qui voulut bien se joindre dans le Jury de Thèse à M. le Professeur TEISSIER et Mlle COUSIN et dont les conseils amicaux m'ont été particulièrement utiles.

J'apprécie vivement l'honneur que me fit M. le Professeur HALDANE, Membre de la Royal Society, en témoignant à ces recherches en leur tout début, beaucoup de bienveillance et en m'encourageant à les poursuivre.

M. le Professeur L'HÉRITIER a bien voulu m'aider de sa grande compétence statistique et de sa connaissance approfondie de la *Drosophile*. M. le Professeur EPHRUSSI m'accepta en stage dans son laboratoire où Mme GANS-DAVID, après m'avoir initiée aux techniques génétiques, se chargea de l'examen cytologique de certaines de mes souches. Je les en remercie vivement.

Très sincèrement merci à tous mes collègues et amis du laboratoire, en particulier à M. Ch. BOCQUET, maintenant professeur à Caen, dont les encouragements et critiques m'aidèrent beaucoup, ainsi qu'au personnel de service qui participa à un travail matériel fort long et fastidieux.

Je remercie très vivement M. le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, d'avoir bien voulu accueillir ce long mémoire dans la revue qu'il dirige, lui assurant ainsi l'heureuse présentation et la large diffusion du *Bulletin Biologique*.

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — Matériel biologique.

L'influence de l'isolement sexuel sur l'évolution d'une population ne peut être déterminée exactement que si celui-ci est mesuré dans les conditions mêmes de vie de la population, en présence de tous les génotypes. Il faut donc pouvoir les identifier à vue et retrouver le type de mâle auquel une femelle s'est accouplée simplement par examen de sa descendance. Un mutant lié au sexe était le plus propre à remplir ces conditions, et *Bar* a été choisi. Des recherches ultérieures sur le déterminisme génétique de l'isolement sexuel nécessitèrent l'emploi d'un autre mutant lié au sexe; j'utilisai alors *white*.

La « mutation » *Bar* correspond à une duplication des bandes du locus 57 du chromosome X (BRIDGES et BREHME, 1944). Elle se manifeste par une réduction de la taille de l'œil; alors que les individus mâles ou femelles de type *savage* ont un œil arrondi formé en moyenne de 740 à 780 facettes, mâles et femelles *Bar* ont l'œil allongé dans le sens antéro-postérieur et réduit à 90 et 70 facettes. *Bar* est semi-dominant : les yeux des femelles hété-

rozygotes sont intermédiaires entre ceux des femelles *sauvage* et *Bar*, et comptent environ 250 à 360 facettes. De sorte que la distinction de tous les génotypes est immédiate. *Bar* est connu pour diminuer légèrement la vitalité des porteurs.

Le gène *forked*, situé au locus 56,7 du chromosome X modifie la forme des soies, dont l'extrémité se recourbe en crochet, sans diminuer sensiblement la vitalité des porteurs. Il a été adjoint à *Bar* comme marqueur susceptible de déceler toute introduction accidentelle de mouche étrangère à la souche.

Les souches *Bar forked* et *forked* proviennent du Laboratoire de Génétique de la Faculté des Sciences de Paris. Elles sont isogéniques car *forked* (B^*f), issu par réversion de *Bar forked* (Bf) a été conservé dans la souche en utilisant des croisements frère par sœur durant 30 générations.

La mutation *white* affecte elle aussi l'œil. Les porteurs de *white* ont des yeux blancs, totalement dépigmentés et une vitalité sensiblement diminuée par rapport aux *sauvages*. Le gène *white* (w) est situé au locus 1,5 du chromosome X (BRIDGES and BRÉHME, 1944), donc lié au sexe. Il possède toute une série d'allèles et sa fréquence de mutabilité spontanée est une des plus élevées que l'on connaisse. D'une grande instabilité, il semblait *a priori* constituer un matériel propice à l'étude de la variabilité de l'isolement sexuel.

La souche *white* utilisée et la souche *sauvage* (Oregon RC) conservées depuis plusieurs années au Laboratoire de Génétique de la Faculté des Sciences de Paris, furent isogénisées par croisements frère par sœur. Lors des premières expériences, l'isogénisation durait depuis 15 générations. Elle fut ensuite poursuivie en alternant les croisements individuels frère par sœur et les croisements par cinq couples, de façon à limiter l'accumulation de léthaux et la diminution consécutive de fertilité, tout en assurant l'homogénéité des résultats.

II. — Techniques d'élevage.

Les souches sont entretenues sur milieu au Maïs dans les bouteilles à lait utilisées ordinairement à cet effet, mais les animaux d'expérience sont élevés sur milieu de Pearl ou S 101 ⁽¹⁾,ensemencé de levure fraîche.

Les premières expériences d'isolement sexuel, faites directement sur des populations expérimentales, ont été effectuées dans les cages à population mises au point par L'HÉRITIER et TEISSIER (1933). Ce sont des caisses métalliques de 50 centimètres de long, 30 de large et 15 de haut, couvertes d'une glace, dont les extrémités possèdent une ouverture grillagée pour l'aération. Le fond est percé de 21 trous disposés sur 3 rangées ; chacun peut être obturé

(¹) Le milieu de Pearl n'est autre qu'un milieu de culture de levure solidifié par l'agar-agar. 1 litre de milieu contient, en solution aqueuse :

Sucre.	83 g.	SO ₄ (NH ₄) ₂	1,9 g.
Agar-agar	20 g.	SO ₄ Mg, 7 H ₂ O.	0,5 g.
Sel de Seignette	8,3 g.	Acide tartrique	5 g.
Cl ₂ Ca, 4 H ₂ O	0,4 g.	PO ₄ H ₂ K	1 g.

par un bouchon sur lequel est fixé un godet de verre de 40 cm³ destiné à contenir la nourriture. Chaque jour, un tube de nourriture fraîche est installé dans la cage ; il y reste trois semaines au bout desquelles il est remplacé. Il y a donc en permanence 21 tubes âgés de 1 à 21 jours. Grâce à cet apport quotidien de nourriture, les éclosions équilibrent les décès et les populations restent stationnaires, c'est-à-dire à effectif constant, pendant des mois. La limitation du nombre des naissances est basée sur la concurrence larvaire : le milieu, constitué par du S 101ensemencé légèrement de levure fraîche, s'épuise très vite et seuls, les individus issus des premiers œufs pondus arrivent à l'état d'imago, les autres mourant d'inanition au stade larvaire.

Cette hécatombe de larves est mise en évidence par le transport d'un tube ayant séjourné 24 heures dans la cage, sur un excès de nourriture : au lieu des 150 à 200 individus qui éclosent sur le tube isolé, on en trouve là 1.500 à 2.000. Cette technique, dite « blocage » donne des éclosions massives homogènes et m'a servi à constituer des populations « synthétiques » de fort effectif.

Une troisième technique d'élevage, proche de la précédente, permet d'obtenir des individus très homogènes quant à la taille et aux réactions physiologiques examinées au cours de ce travail : dans un cristalliseur de 15 centimètres de diamètre et de capacité 1 litre, on verse 250 cm³ de S 101 que l'on ensemence avec une solution très épaisse de levure fraîche. Lorsque celle-ci est sèche superficiellement, 50 mâles et 50 femelles sont introduits dans le bocal que l'on ferme avec une gaze fine. Au bout de 2 jours, les mouches sont enlevées ; les larves issues des premiers œufs pondus commencent à se développer. Afin d'éviter toute sous-alimentation, une épaisse solution de levure est ajoutée le 3^e et le 5^e jour. Les cristalliseurs sont conservés dans une étuve à élevage sensible au 1/2° dans laquelle l'humidification est assurée par des bacs remplis d'eau ou de solutions saturées de divers sels selon l'humidité désirée. Mais l'humidité à la surface du milieu varie avec l'adjonction des solutions de levure et si une humidité de 50 RH est indispensable pour éviter la dessiccation des milieux, un contrôle précis de celle-ci s'avère assez illusoire.

III. — La mesure du coefficient de sélection sexuelle.

Plusieurs méthodes ont été utilisées jusqu'ici pour tester la sélection sexuelle :

L'examen direct de populations contenant mâles et femelles des deux espèces différentes permet de savoir s'il y a ou non croisement. Cette méthode, fréquemment employée lors des premières études sur l'homogamie, n'est utilisable que dans le cas d'homogamie absolue et n'a donc aucune chance de réussite à l'intérieur d'une même espèce ;

la constitution de couples homogames et hétérogames et l'élimination au bout d'un temps déterminé des couples stériles donne une évaluation rapide des indices d'isolement, mais l'absence de compétition risque de modifier les résultats ;

la technique du choix multiple, dans laquelle un mâle est mis au contact de deux femelles d'espèces ou de races différentes dont l'une identique au mâle, est aujourd'hui la plus employée. Basée sur le même principe que la précédente puisque les femelles sont disséquées en vue de savoir celles qui ont été fécondées, elle lui est supérieure en ce sens que les femelles sont mises en concurrence.

Ces méthodes qui ont permis d'explorer des groupes considérables de *Drosophiles* risquaient, dans le cas d'un isolement intra-spécifique, donc *a priori* fort réduit, de masquer certains aspects de la concurrence. L'éventuelle mise en évidence de ceux-ci ne pouvait se faire qu'en évaluant la sélection sexuelle à l'intérieur même d'une population ; les tests furent donc effectués avec des femelles extraites de la population. Celles-ci sont isolées en tubes individuels ; *Bar* étant un semi-dominant lié au sexe, la descendance d'une femelle permet de connaître le type de mâle qui l'a fécondée, comme le montre le tableau ci-après dans la première ligne duquel sont indiqués les génotypes des femelles, le génotype des mâles qui les ont inséminées étant porté dans la première colonne. Les descendance, différentes d'une case à l'autre, permettent de déceler immédiatement le génotype des parents, et éventuellement les doubles copulations.

Pères \ Mères	$\frac{Bf}{Bf}$		$\frac{B+f}{Bf}$		$\frac{B+f}{B+f}$	
	$\frac{Bf}{Bf}$	$\frac{B+f}{Bf}$	$\frac{B+f}{Bf}$	$\frac{B+f}{B+f}$	$\frac{B+f}{B+f}$	$\frac{B+f}{B+f}$
$\frac{Bf}{Bf}$	♀ $\frac{Bf}{Bf}$ ♂ $\frac{Bf}{Bf}$	♀ $\frac{B+f}{Bf}$ ♂ $\frac{B+f}{Bf}$	♀ $\frac{B+f}{Bf}$ ♂ $\frac{B+f}{Bf}$	♀ $\frac{B+f}{Bf}$ ♂ $\frac{B+f}{Bf}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$
$\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{Bf}{B+f}$ ♂ $\frac{Bf}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$	♀ $\frac{B+f}{B+f}$ ♂ $\frac{B+f}{B+f}$

White, gène récessif, se prête moins bien aux expériences de populations, les femelles hétérozygotes $\frac{(w+)}{(w)}$ et sauvages homozygotes $\frac{(w+)}{(w+)}$ ayant le même génotype, et les filles de femelles sauvages étant de phénotype sauvage quel que soit le père. *White* est néanmoins utilisable pour des mesures de sélection sexuelle si l'on élimine les femelles sauvages de la population à expérimenter.

Les premières populations utilisées étaient des populations stationnaires d'environ 1.000 à 2.000 individus de tous âges et de tous génotypes, élevés dans les conditions de concurrence larvaire précédemment décrites. La population, après anesthésie au gaz carbonique, est dénombrée, et 300 femelles de tous génotypes sont isolées en tubes individuels. Cette méthode présente

l'avantage de laisser les animaux dans leurs conditions de vie stricte et de n'exiger d'anesthésie qu'une fois les croisements effectués, mais elle est fort longue étant donné l'entretien considérable qu'exigent les populations à l'équilibre.

Celles-ci furent donc remplacées par des populations « synthétiques » formées de 2.000 mouches écloses en cristallisoir durant une période de 24 heures, selon la technique des « blocages » précédemment décrite, remises dans les cages à populations et nourries durant cinq jours au bout desquels les femelles sont isolées comme précédemment. Ce type d'expériences donne des résultats comparables à ceux obtenus dans les populations expérimentales, mais les effectifs en jeu rendent extrêmement difficile le contrôle des conditions expérimentales.

Il pouvait être avantageux de déterminer des conditions suffisamment précises, en particulier quant à la nourriture et à l'âge, pour permettre des résultats homogènes, malgré une diminution du nombre d'animaux expérimentés. Les cages à population sont donc remplacées par des cristallisoirs de 1 litre identiques à ceux utilisés pour les élevages; 100 couples d'âge contrôlé, élevés dans des conditions standard, y sont introduits; après un temps déterminé, la population est anesthésiée pour permettre l'isolement des femelles en tubes individuels. Cette dernière méthode s'étant avérée satisfaisante et propre à donner des résultats plus homogènes que la précédente malgré l'augmentation de l'écart-type due à la diminution du nombre d'animaux expérimentés, fut finalement adoptée.

IV. — Les méthodes statistiques.

Des différences parfois notables se produisent d'une expérience à l'autre malgré les précautions expérimentales. Ces erreurs sont amplifiées dans l'étude de la génétique des populations par suite de l'hétérogénéité des populations, de la complexité des phénomènes étudiés et des difficultés de contrôle des conditions expérimentales.

Les problèmes qui dominent les études relatives à l'isolement sexuel sont l'évaluation de l'homogénéité des résultats obtenus au cours d'expériences successives ou dans des conditions expérimentales différentes, et l'interprétation des différences constatées entre les nombres de femelles inséminées par tel ou tel type de mâle (nombre expérimental) et les nombres attendus théoriquement en l'absence d'isolement. L'analyse a été faite dans les deux cas par le test du χ^2 de PEARSON. A titre d'exemple, j'analyserai les données obtenues lors d'une expérience particulière.

Le tableau I donne les fréquences d'insémination de femelles extraites d'une population dans laquelle les mâles *Bar* représentent 50 0/0 du nombre total de mâles. Les femelles de même génotype sont groupées par colonnes, l'insémination par un même type de mâle étant groupée sur une même ligne. La dernière colonne indique le nombre total d'inséminations par chaque type de mâle; la dernière ligne donne l'effectif de chaque catégorie de femelles.

TABLEAU I

*L'influence du génotype des parents sur les croisements :
évaluation par test de conformité et d'homogénéité*

(Les chiffres théoriques obtenus en admettant l'indifférence
du génotype des femelles sont portés entre parenthèses).

Pères \ Mères	$\frac{Bf}{\bar{B}f}$	$\frac{Bf}{B+f}$	$\frac{B+f}{B+f}$	Σ
σBf →	13 (12,32) (= n_1P)	28,5 (26,75) (= n_2P)	31 (33,44) (= n_3P)	72,5 (A)
$\sigma B+f$ →	22 (22,68) (= n_1Q)	47,5 (49,25) (= n_2Q)	64 (61,56) (= n_3Q)	133,5 (B)
	35 (= n_1)	76 (= n_2)	95 (= n_3)	206 (= N)

Il nous faut d'abord savoir si les proportions de femelles inséminées par chaque type de mâle varient d'un génotype à l'autre ou si les écarts constatés entre 13/22, 28,5/47,5 et 31/64 sont fortuits. En admettant que ces proportions ne varient pas — n_1 , n_2 , n_3 étant les effectifs de chaque catégorie de femelles, N le nombre total de femelles, A et B le nombre d'inséminations par un mâle *Bar* ou *sauvage*, P et Q, proportions de femelles inséminées par un mâle *Bar* ou *sauvage* — sont respectivement égaux à A/N et B/N. Les effectifs attendus pour chaque génotype femelle sont n_1P , n_2P et n_3P fécondations par mâles *Bar* et n_1Q , n_2Q et n_3Q par mâles sauvages. Ces nombres, considérés comme valeurs théoriques, sont portés entre parenthèses dans le tableau I.

Le paramètre χ^2 de PEARSON est donné par l'expression :

$$\chi^2 = \sum \frac{(x - np)^2}{np} + \sum \frac{(y - nq)^2}{nq}$$

soit ici :

$$\chi^2 = \frac{(13 - n_1P)^2}{n_1P} + \frac{(28,5 - n_2P)^2}{n_2P} + \frac{(31 - n_3P)^2}{n_3P} + \frac{(22 - n_1Q)^2}{n_1Q} + \frac{(47,5 - n_2Q)^2}{n_2Q} + \frac{(64 - n_3Q)^2}{n_3Q} = 0,5092.$$

Le nombre de degrés de liberté étant égal à 2, le seuil est 5,9910. L'écart n'est donc pas significatif.

Un tel test d'homogénéité a été employé pour évaluer l'influence du génotype des femelles et pour montrer la constance ou les variations du coefficient sélectif au cours de plusieurs générations.

Le second problème posé par le tableau I consiste à évaluer la signification de la différence des pourcentages de femelles fécondées par un mâle *Bar* ou *sauvage*. La dernière colonne montre en effet que 72,5 femelles ont été fécondées par un mâle *Bar* contre 133,5 par un mâle *sauvage*. Or, la proportion de mâles *Bar* dans la population d'où les femelles ont été extraites étant 0,50, nous aurions dû trouver $206 \times 0,50 = 103$ femelles de chaque catégorie. Un test de conformité par la méthode du χ^2 permettra de savoir si ces écarts sont ou non fortuits.

$$\chi^2 = \frac{(72,5 - 0,50 N)^2}{0,50 N} + \frac{(133,5 - 0,50 N)^2}{0,50 N} = 18,0631.$$

La valeur trouvée pour le χ^2 étant supérieure à celle prévue pour le seuil de probabilité 0,05 correspondant à 1 degré de liberté, le χ^2 est significatif; il est même *hautement significatif* puisque supérieur à la valeur correspondant au seuil 0,01. Les écarts ne sont donc pas fortuits et l'on peut légitimement conclure que le génotype des mâles influe sur la sélection sexuelle.

Ce test du χ^2 , qui s'applique à la condition qu'aucune des catégories expérimentales ne présente d'effectif inférieur à 5, a été fréquemment employé. Néanmoins, une autre méthode a parfois servi à interpréter la différence entre deux pourcentages.

La comparaison entre les pourcentages d'insémination de femelles normales et de femelles ayant subi l'ablation d'une antenne, de même que toutes les comparaisons relatives au même type d'expérience ont été effectuées par le test *t* de STUDENT-FISHER.

Soient p_1 et p_2 les probabilités expérimentales déduites de deux expériences ayant porté respectivement sur n_1 et n_2 tirages. Leurs écarts-types sont :

$$\sigma_1 = \sqrt{p_1 q_1 / n_1} \quad \text{et} \quad \sigma_2 = \sqrt{p_2 q_2 / n_2}.$$

La différence des pourcentages expérimentaux est :

$$D = p_1 - p_2 \text{ et son écart-type : } \sigma_D = \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}.$$

La table de la fonction « $1 - 2 \int_0^t \frac{1}{2\pi} e^{-t^2} dt$ » donne la probabilité de dépasser une valeur t définie comme suit :

$$t = \frac{p_1 - p_2}{\sigma_D}.$$

Des raisons exposées ultérieurement (chap. II) ont amené à évaluer un coefficient de sélection sexuelle K égal à :

$$\frac{A/a}{B/b} = A/B \cdot b/a,$$

où A et B représentent, comme dans le tableau I, le nombre d'inséminations par un mâle *Bar* et par un mâle *sauvage*, a et b étant les effectifs de mâles *Bar* et *sauvages* dans la population.

L'erreur standard sur un tel coefficient, calculée par M. L'HÉRITIER que je tiens ici à remercier, revenait à définir l'erreur standard sur le produit d'un coefficient fixe b/a par le quotient de 2 variables aléatoires A et B. La variance étant une fonction seconde de la variable, on peut écrire :

$$V(K) = b^2/a^2 \cdot V(A/B)$$

$$A/B = \frac{N-B}{B} = N/B - 1$$

d'où :

$$V(A/B) = V(N/B) = N^2 \cdot V(1/B).$$

Or,

$$V(1/x) = 1/x_0^4 \cdot V(x) + 2/x_0^6 \cdot (x - x_0)^3,$$

ou en négligeant le moment de 3^e ordre,

$$V(1/x) = 1/x_0^4 \cdot V(x)$$

d'où :

$$V(A/B) = N^2/B^4 \cdot V(B) \quad V(B) = AB/N \quad \text{et} \quad V(A/B) = N^2/B^4 \cdot AB/N = NA/B^3,$$

soit en reportant dans K :

$$V(K) = b^2/a^2 \cdot NA/B^3,$$

formule qui n'est valable que lorsque p et q ne sont pas trop faibles. Dans les représentations graphiques, cette erreur-standard a été reportée en pointillé de part et d'autre de chaque point représentatif du coefficient.

CHAPITRE II

COMPÉTITION SEXUELLE ENTRE SOUCHES ISOGÉNIQUES NE DIFFÉRANT QUE PAR UNE MUTATION

I. — Compétition sexuelle entre *Bar* et son allélomorphe sauvage.

La mesure de la concurrence sexuelle entre *Bar* et son allélomorphe *sauvage* a été faite dans des populations de 1.000 à 2.000 individus, selon les techniques précédemment décrites.

En l'absence de sélection, c'est-à-dire dans les populations panmictiques, les chances d'accouplements des mâles et des femelles seraient proportionnelles à leurs effectifs dans la population. Or, si nous considérons l'expérience 7 (tableau II), effectuée dans une population de 1.567 individus dont 416 mâles *Bar* et 415 mâles *sauvages*, le nombre de femelles de chaque génotype inséminées par un mâle *sauvage* est presque double du nombre de femelles inséminées par un mâle *Bar* : sur 35 femelles Bf, 11 ont été fécondées par un mâle *Bar*, 20 par un mâle *sauvage* et 4 par les deux types de mâles ; sur 95 femelles *sauvages* homozygotes, 20 ont été fécondées par un mâle *Bar*, 53 par un mâle *sauvage* et 22 par les deux types.

TABLEAU II

L'influence du génotype sur les croisements entre Bf et B+f.

Pères \ Mères	Bf/Bf	B ⁺ /B+f	B+f/B+f
Bf	11	24	20
B+f	20	43	53
les 2	4	9	22

Ces doubles copulations dues à un contact prolongé des individus devaient être éliminées avant toute analyse. La fertilité des femelles s'étant révélée indépendante du nombre de copulations, et des travaux antérieurs de NONI-DEZ (1920), puis DEMEREC et KAUFMANN (1942) ayant montré que la fécondation par deux mâles de types différents produit les deux types de descendance dans un ordre qui ne dépend que de l'ordre des copulations et du temps écoulé entre elles, il était légitime de reporter par moitié sur chacun des génotypes paternels l'effectif des inséminations par deux types de mâles (tableau II *bis*).

TABLEAU II (*bis*)*L'influence du génotype sur les croisements entre Bf et B+f*

(Les doubles croisements ont été reportés par moitié
sur les deux types paternels).

Pères \ Mères	Bf/Bf	Bf/B+f	B ⁺ /B+f	Σ
Bf	13	28,5	31	72,5
B+f	22	47,5	64	133,5
	35	76	95	206

C'est ainsi que 4 femelles $\frac{Bf}{Bf}$ ayant été fécondées par les deux types de mâles, le nombre de femelles fécondées par chacun d'eux s'est trouvé augmenté de 2. Une erreur subsiste, certes, puisque les doubles copulations par un même type de mâle restent masquées; leur nombre est néanmoins suffisamment réduit dans la souche considérée pour qu'elles puissent être négligées.

L'examen statistique de la validité des analogies et des différences constatées entre les différents génotypes a été effectué à partir de ce tableau réduit, sans doubles copulations apparentes, en utilisant le *test d'homogénéité du χ^2 de PEARSON* précédemment décrit, pour vérifier l'influence du génotype des femelles, et le *test de conformité par la méthode du χ^2* pour analyser le rôle du génotype des mâles (cf. tableau I).

12 autres expériences effectuées avec des proportions variables de mâles Bar ont été analysées de la même façon; le résultat est porté dans le tableau III.

La valeur du χ^2 qui permet de conclure quant à l'influence du génotype des femelles est portée dans la 4^e colonne, celle relative aux mâles dans la 5^e. Chaque fois qu'une catégorie d'effectif inférieur à 5 est apparue, les résultats relatifs à deux génotypes femelles différents ont été groupés pour permettre l'utilisation du χ^2 ; le nombre de degrés de liberté était alors réduit de 2 à 1. Dans les 13 expériences, la valeur du χ^2 est telle qu'il est parfaitement légitime d'admettre que les différences relevées entre les différents génotypes femelles sont fortuites.

Le génotype des femelles n'a aucune influence sur les croisements dans la souche considérée.

Au contraire, la valeur du χ^2 relatif aux mâles est significative dans 12 cas sur 13. Les croisements ne sont donc pas panmictiques, et il importe de définir un coefficient de sélection sexuelle qui traduise quantitativement cette intervention plus fréquente des mâles sauvages.

Différents coefficients de sélection sexuelle ont été utilisés depuis une dizaine d'années. Mais la technique la plus couramment employée étant celle du choix multiple, décrite au chapitre I^{er}, les coefficients employés étaient relatifs aux femelles et exigeaient une transposition aux mâles. STALKER (1942), sur les conseils du mathématicien CHARLES, définit un « indice d'isolement » (*isolation index*) égal au rapport de la différence des pourcentages de femelles conspécifiques et étrangères inséminées sur leur somme :

$$C = \frac{\text{o/o } \text{♀ conspécifiques inséminées} - \text{o/o } \text{♀ étrangères inséminées}}{\text{o/o } \text{♀ conspécifiques inséminées} + \text{o/o } \text{♀ étrangères inséminées}}$$

Cet indice est valable pour l'un des types de mâle indépendamment de l'autre. Pour pallier cet inconvénient, BATEMAN (1949) propose un « indice d'isolement réciproque » (*joint isolation index*), défini comme la moyenne arithmétique des indices d'isolement des deux types de mâles. Il introduit un indice de « tendance homogamique des femelles » (*relative mating propensity*), qui est la demi-différence des indices précédents.

Une transposition de ces coefficients aux mâles est relativement simple, mais tributaires du temps de contact, ces coefficients ne sont pas totalement satisfaisants; de plus, leur interprétation biologique n'est pas claire. L'indifférence des mâles au génotype femelle permet de choisir un coefficient plus simple, dont le sens biologique était immédiatement accessible. J'adoptai un coefficient du type de celui défini par LEVENE (1949) égal au *rapport des probabilités pour une femelle d'être inséminée par un mâle mutant et par un mâle sauvage*, que j'appelai « coefficient de sélection sexuelle ».

TABLEAU III

La compétition sexuelle entre B^f et B⁺ influence du génotype des parents. :

N° exp.	Proportion ♂ w	Nombre testées	Influence du génotype des femelles		Influence du génotype des mâles		Coefficient de sélection sexuelle
			χ^2 (1)	p (2)	χ^2 (1)	p (2)	
13	6,1 0/0	207	1,2312	0,20 < p < 0,30	2,6721	0,10 < p < 0,20	0,54
12	20,7 »	120	1,7035	0,10 < p < 0,20	6,4741	p < 0,01	0,50
11	22 »	140	1,1521	0,20 < p < 0,30	4,1332	p < 0,05	0,65 ± 0,14
10	23,7 »	237	5,4183	0,05 < p < 0,10	11,4684	p < 0,01	0,54 ± 0,10
9	46,4 »	195	0,5318	0,70 < p < 0,80	11,3677	p < 0,01	0,61 ± 0,09
88	50 »	172	2,2051	0,30 < p < 0,50	13,9818	p < 0,01	0,56 ± 0,09
7	50 »	206	0,5092	0,70 < p < 0,90	18,0631	p < 0,01	0,54 ± 0,08
6	55,2 »	230	3,1316	0,20 < p < 0,30	20,8923	p < 0,01	0,49 ± 0,06
5	60 »	225	5,1416	0,05 < p < 0,10	22,0407	p < 0,01	0,54 ± 0,07
4	83,7 »	134	0,0127	0,90 < p < 0,95	31,9303	p < 0,01	0,37 ± 0,07
3	88,3 »	171	1,9534	0,30 < p < 0,50	64,4559	p < 0,01	0,29 ± 0,05
2	92,5 »	102	1,5770	0,20 < p < 0,30	10,1021	p < 0,01	0,33
1	93,3 »	189	0,1059	0,50 < p < 0,70	42,2500	p < 0,01	0,32

(1) Les chiffres en italique correspondent à 2 degrés de liberté, les autres à 1 degré de liberté, 2 catégories d'effectif inférieur à 5 ayant été groupées.

(2) Les valeurs de p significatives (inférieures à 0,05) ont été soulignées.

a étant le nombre de mâles mutants dans la population, A le nombre de femelles inséminées par eux ;

b le nombre de mâles sauvages et B le nombre de femelles inséminées par eux, le coefficient de sélection sexuelle « K » est égal à :

$$\frac{A/a}{B/b} = A/B \cdot b/a.$$

Ce coefficient a le triple avantage d'être simple, sensible et d'interprétation facile. Il a toutefois le gros inconvénient de faire intervenir les deux formes de façon différente, ce qui entraîne une variation dissymétrique : égal à 1 dans l'hypothèse panmixtique, il tend vers l'infini quand la préférence revient aux mâles mutants et vers 0 quand les mâles sauvages sont avantagés. Une transformation identique à celle proposée par LEVENE lorsqu'il définit un coefficient d'isolement (*isolation coefficient*) égal à $\frac{1-K}{1+K}$ aurait donné un coefficient symétrique, variant de -1 à $+1$ et s'annulant pour la panmixie. Mais un tel coefficient eût été peu maniable dans les études de populations qui furent à l'origine de ce travail (PETIT, 1951) et son sens biologique, moins clair, eût rendu l'interprétation des résultats plus difficile. Je gardai donc le coefficient K .

Si $K=1$, il n'y a pas de sélection sexuelle, le croisement est dit panmixtique.

Si $K < 1$, les mâles mutants sont désavantagés.

Si $K > 1$, les mâles mutants sont avantagés.

L'erreur standard de ce coefficient, calculée selon une méthode exposée dans le premier chapitre, est égale à :

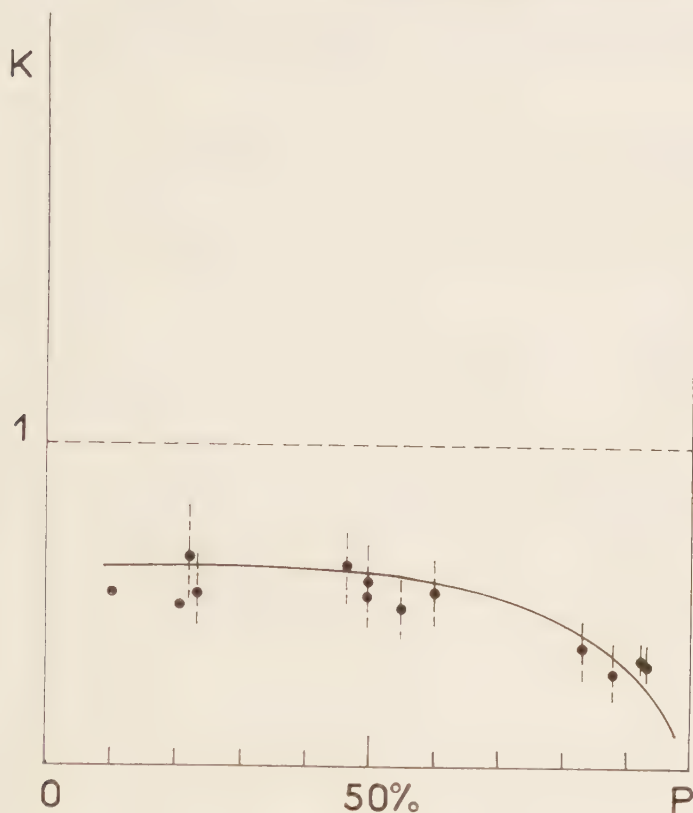
$$\sqrt{b^2/a^2 \cdot N \cdot A/B^3}.$$

Le coefficient K , calculé pour les expériences 1 à 13 est porté dans la dernière colonne du tableau III. Il varie régulièrement en fonction de la proportion de mâles *Bar* dans la population. Cette variation apparaît plus nettement encore sur la représentation graphique. La courbe 1 a été construite en portant en abscisse la proportion de mâles *Bar* dans la population de mâles, et en ordonnée le coefficient K . L'erreur standard de chaque point est portée de part et d'autre. La courbe reste constamment au-dessous de la droite $K=1$, correspondant à la panmixie. Sa pente, d'abord presque nulle, devient rapide quand la proportion de mâles *Bar* dépasse 75 o/o.

Les mâles Bar sont donc toujours désavantagés dans la compétition sexuelle, et ce désavantage est d'autant plus sensible que leur proportion par rapport aux mâles sauvages est plus élevée.

Cette variation ne peut en aucun cas être attribuée au degré d'isogénisation plus ou moins grand de la souche, car les expériences n'ont pas été faites en augmentant progressivement la proportion de l'un des deux types de mâles, mais en alternant des proportions fort diverses. Durant tout le temps de ces expériences qui se sont échelonnées sur une période de deux ans — de mai 1948 à juillet 1950 — les deux souches ont été conservées par croisements consanguins intéressant alternativement des couples isolés et des ensembles de cinq couples afin d'éviter un affaiblissement trop considérable des souches.

S'agit-il d'un phénomène particulier à *Bar* ou bien se manifeste-t-il avec d'autres mutants ? La littérature n'apportant aucune information sur ce point.



COURBE 1. — Les variations du coefficient de sélection sexuelle en fonction de la proportion de mâles *Bar*.

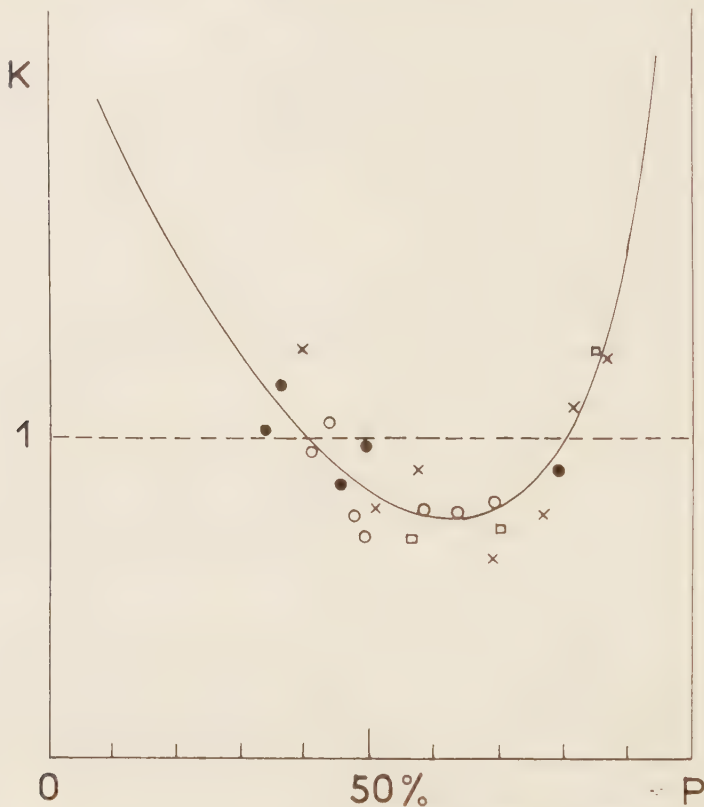
En abscisse : proportion de mâles *Bar forked* (p).
En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

j'entrepris l'étude du mutant *white*, déjà connu pour entraîner une sélection sexuelle (REED and REED, 1950) et présentant par ailleurs une grande instabilité.

II. — Compétition sexuelle entre « *white* » et son alléломorphe sauvage.

La mesure de l'isolement sexuel entre *white* (w) et son alléломorphe *sauvage* (w^+), d'abord effectuée sur des populations expérimentales a été poursuivie avec des résultats comparables sur des populations synthétiques à effectif réduit (courbe 2).

Les résultats groupés dans les tableaux IV et IV *bis* sont relatifs à des mesures effectuées en mai-juin 1953, mai-juin 1954, puis postérieures à mai-juin 1954 et échelonnées sur trois ans, avec, entre temps, conservation de la souche par croisements consanguins. Comme pour *Bar* et par les mêmes méthodes, l'influence du génotype femelle et du génotype mâle a été succe-



COURBE 2. — Influence des conditions expérimentales sur la mesure du coefficient de sélection sexuelle.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- populations à l'équilibre (2.000 individus).
- populations synthétiques (2.000 individus),
- × populations de 200 individus, contact 5 jours,
- populations de 200 individus, contact 24 heures.

sivement analysée, de même que l'influence de proportions variables de mâles mutants.

L'examen statistique des résultats permet de conclure — à une exception près (exp. K) — que l'on peut admettre l'homogénéité des résultats relatifs aux femelles $\frac{w}{w}$ et $\frac{w^+}{w}$. Le génotype des femelles, du moins pour ce qui est des

TABLEAU IV
La compétition sexuelle entre *White* et son allélomorphe sauvage.

N° exp.	Proportion $\frac{\sigma}{\omega} \rightarrow$	Nombre Q testées	Influence du génotype des femelles		Influence du génotype des mâles		Coefficient de sélection sexuelle K
			χ^2	p	χ^2	p (1)	
79	6 o/o	68	2,0469	0,10 < p < 0,20	3,9454	p < 0,05	1,93
84	16,4 »	73			15,8030	p < 0,01	1,55
85	25 »	56	0,9959	0,70 < p < 0,80	0,2143	0,50 < p < 0,70	1,29 ± 0,28
F	33,1 »	111	2,7500	0,05 < p < 0,10	0,0260	0,80 < p < 0,90	1,02 ± 0,22
61	33,7 »	70	0,2250	0,95 < p < 0,70	1,8640	0,10 < p < 0,20	1,39 ± 0,20
C	36 »	143	1,4300	0,20 < p < 0,50	0,9179	0,30 < p < 0,50	1,17 ± 0,20
63	39,1 »	80	0,2450	0,50 < p < 0,70	1,4242	0,30 < p < 0,30	1,29 ± 0,27
65	40,9 »	67	0,0229	0,70 < p < 0,90	0,0009	0,90 < p < 0,95	0,97 ± 0,24
62	41,7 »	82	0,2836	0,50 < p < 0,70	0,2596	0,50 < p < 0,70	1,18 ± 0,26
60	43,7 »	65	1,2250	0,20 < p < 0,30	0,0756	0,70 < p < 0,80	1,06 ± 0,21
E	44,7 »	188	2,5410	0,05 < p < 0,10	0,8868	0,30 < p < 0,50	0,87 ± 0,12
66	45,4 »	79	0,3199	0,50 < p < 0,70	0,1477	0,90 < p < 0,95	0,97 ± 0,22
67	47,6 »	90	1,6875	0,10 < p < 0,20	0,0136	0,90 < p < 0,95	0,76 ± 0,15
H	49,1 »	187	0,6371	0,30 < p < 0,50	0,14595	0,20 < p < 0,30	0,99 ± 0,11
64	49,4 »	58	0,1838	0,50 < p < 0,70	0,0249	0,30 < p < 0,50	0,70 ± 0,19
86	51,1 »	59	0,8989	0,30 < p < 0,50	3,8588	0,30 < p < 0,50	0,78 ± 0,20
87	52 »	92	0,1457	0,70 < p < 0,80	6,7630	p < 0,05	0,68 ± 0,15
68	55,7 »	215	2,6028	0,10 < p < 0,20		p < 0,02	0,69 ± 0,09
I	57,2 »	76	0,0619	0,80 < p < 0,90	0,0019	0,90 < p < 0,95	0,90 ± 0,23
J	63,3 »	76	0,1791	0,50 < p < 0,70	0,2497	0,50 < p < 0,70	0,87 ± 0,20
L	63,7 »	88	0,6070	0,30 < p < 0,50	0,0490	0,80 < p < 0,90	0,77 ± 0,23
U	68,7 »	90			5,0400	p < 0,05	0,62 ± 0,13
K	70 »	267	5,5452	0,01 < p < 0,02	2,5700	0,10 < p < 0,20	0,73 ± 0,09
88	70,1 »	65	0,0742	0,70 < p < 0,80	1,1721	0,20 < p < 0,30	0,75 ± 0,19
Q	77 »	104	0,1321	0,70 < p < 0,80	1,3542	0,20 < p < 0,30	0,77 ± 0,16
78	79,6 »	99	0,1014	0,70 < p < 0,80	2,4027	0,05 < p < 0,10	0,90 ± 0,15
V	80,5 »	70	0,7947	0,30 < p < 0,50	0,1035	0,50 < p < 0,70	1,11
80	81,2 »	77	0,9364	0,30 < p < 0,50	3,9454	0,10 < p < 0,20	1,31
O	85,4 »	204	0,0598	0,80 < p < 0,90	1,3219	0,20 < p < 0,30	1,28
M	86,5 »	68	2,0736	0,10 < p < 0,20	0,3329	0,50 < p < 0,70	1,25
89	89,2 »	97			0,6547	0,30 < p < 0,50	1,47

Les expériences de mai-juin 1953 sont indiquées par des lettres, celles de mai-juin 1954 par des chiffres.

(1) Les valeurs de p significatives (inférieures à 0,05) ont été soulignées.

femelles homozygotes mutantes et hétérozygotes, n'a donc pas plus d'importance dans la sélection sexuelle white-sauvage que dans celle entre Bar et son allélomorphe sauvage, pour les souches examinées.

Chez les mâles, 5 expériences ayant montré une influence certaine du génotype mâle, il fallait admettre, jusqu'à preuve d'erreur expérimentale, qu'il existe en certains cas une sélection sexuelle entre les mâles *white* et *sauvages*. Le coefficient de sélection sexuelle est donc calculé de façon analogue à celui de *Bar* (dernière colonne du tableau IV). Comme dans le cas de *Bar*, il se révèle variable en fonction des proportions de mâles *white* dans la population, d'abord décroissant, puis croissant à mesure que la proportion de mâles *white* augmente. Le phénomène apparaît avec netteté sur une représentation graphique dans laquelle la proportion de mâles *white* est portée en abscisse et le coefficient K en ordonnée (courbe 3). Les erreurs, calculées comme pour *Bar* et indiquées pour chaque point, mettent en évidence la validité statistique des résultats. Les points sont distribués sur une courbe dissymétrique dont la concavité est tournée vers le haut.

Le coefficient de sélection sexuelle entre white et son allélomorphe sauvage varie de façon régulière au cours de l'évolution de la population. Supérieur à 1 dans les populations renfermant moins de 40 o/o ou plus de 80 o/o de mâles *white*, il lui est inférieur dans la zone intermédiaire, ce qui correspond biologiquement au fait, que dans les populations renfermant peu de mâles *white* — moins de 40 o/o — ou beaucoup — plus de 80 o/o — ceux-ci sont assez sensiblement avantagés, tandis qu'entre 40 et 80 o/o, la sélection favorise les mâles sauvages.

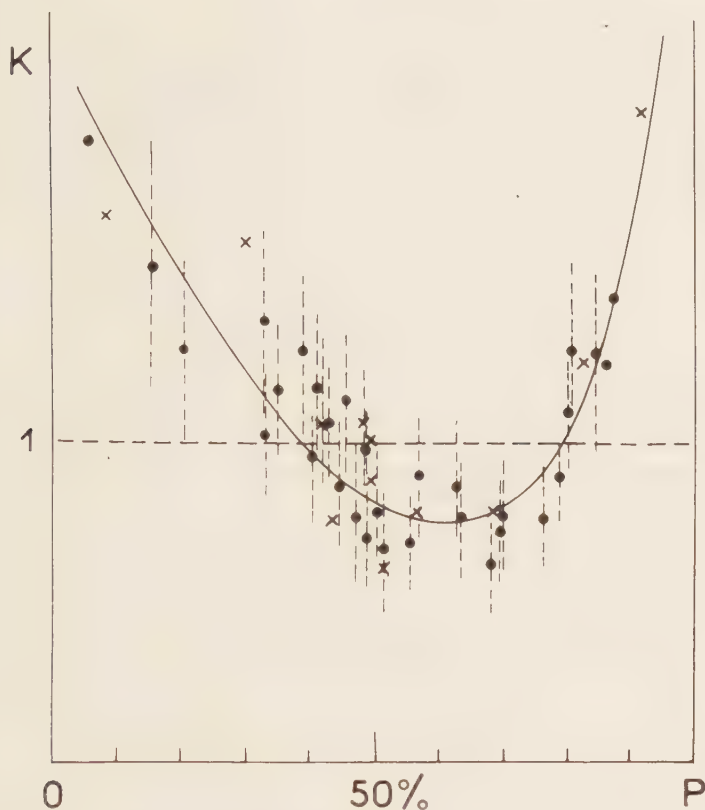
TABLEAU IV (bis)

Expériences-témoins 1954-1955-1956.

N° exp.	Prop. ♂ w →	Nombre ♀ testées	K
T1954	42,3 o/o	104	1,06 ± 0,19
T2954	91,8 »	96	2
T3954	52,2 »	77	0,62 ± 0,14
T1155	69,4 »	91	0,79 ± 0,17
T1255	9,2 »	88	1,71
T1355	50 »	68	0,88 ± 0,21
T2555	57,6 »	95	0,76 ± 0,15
T1955	31 »	95	1,62 ± 0,33
T2955	49 »	84	1,06 ± 0,26
T3955	83 »	87	1,23 ± 0,27
T1256	50,6 »	92	1,06 ± 0,22
T2256	44,4 »	78	0,74 ± 0,17

Le 1^{er} chiffre suivant le T indique le numéro de l'expérience dans le mois, le 2^e, le mois, les 2 derniers l'année.

Ex. : T1954 = Témoin numéro 1 de septembre 1954.



COURBE 3. — Les variations du coefficient de sélection sexuelle en fonction de la proportion de mâles *white*.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- Expériences de mai-juin 1953 et mai-juin 1954,
- × Témoins ultérieurs.

Une population soumise à la seule sélection sexuelle serait donc susceptible de présenter deux types d'évolution :

1° Un équilibre stable autour de 40 o/o, qui s'établit tant que la proportion de mâles *white* reste inférieure à 80 o/o. En effet, si la fréquence des mâles *white* est inférieure à 40 o/o, la sélection sexuelle les avantage ; mais à 40 o/o, l'avantage s'inverse en faveur des mâles *sauvages* ; si donc une cause fortuite a amené la fréquence des mâles *white* à un niveau compris entre 40 et 80 o/o, la sélection joue contre eux et ne s'arrête que lorsque le niveau de 40 o/o est de nouveau atteint.

2° Une évolution tendant à l'élimination des *sauvages* si, à un moment quelconque, la proportion de *white* dans la population dépasse 80 o/o : ceux-ci sont alors avatagés et cet avantage augmente en même temps que la

proportion de mâles *white*, ce qui devrait logiquement mener à la disparition de l'allèle *sauvage*.

Les choses se passent en fait différemment car la sélection sexuelle n'est pas le seul facteur évolutif : L'HÉRITIER et TEISSIER (1934) ont mis en évidence le rôle de la concurrence larvaire dans la compétition entre *white* et *sauvage* ; tout récemment, MORPURGO et NICOLETTI (1956) démontrent à nouveau que la sélection sexuelle n'a pas la valeur exclusive que lui confèrent certains auteurs. Ce schéma n'en a pas moins une valeur indicative.

III. — Les variations du coefficient de sélection sexuelle et l'évolution des populations.

Il est certes impossible actuellement de savoir dans quelle mesure certains équilibres encore incompréhensibles peuvent s'expliquer par une sélection sexuelle à coefficient variable, cet aspect de l'isolement sexuel n'ayant été que rarement étudié. Il a néanmoins été signalé dans une étude de LEVENE et DOBZHANSKY (1943) : *The effect of varying proportions of Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis on the frequency of insemination in mixed populations*, dans laquelle ils indiquent que le rapport des croisements hétérogamiques aux croisements homogamiques semble diminuer quand le nombre des femelles *persimilis* augmente. WRIGHT et KERR (1954), de leur côté, partant de l'analyse de petites populations de *Drosophila melanogaster*, évaluent un « coefficient de productivité » des mâles *Bar* qui diminue lorsque le nombre de ceux-ci augmente, comme le « coefficient de sélection sexuelle » décrit dans ce chapitre.

En outre, l'examen des équilibres signalés dans diverses populations expérimentales ou naturelles permet de penser que le phénomène peut être plus général qu'on ne l'imagine.

Alors que l'emploi d'un coefficient de sélection sexuelle variable m'a donné des résultats fort satisfaisants quant à la concordance des courbes d'évolution théorique et expérimentale des populations (PETIT, 1951), plusieurs auteurs utilisant des paramètres fixes relatifs à des proportions moyennes ont éprouvé des difficultés à faire coïncider les courbes théoriques et expérimentales, du moins vers leurs extrémités : TEISSIER et L'HÉRITIER (communication orale) se sont heurtés à cet écueil dans l'analyse de la concurrence *sepia-ebony*. De même, les courbes théorique et expérimentale de populations de *white* étudiées par REED et REED s'écartent assez sérieusement aux extrémités ; l'écart n'est certes pas significatif, mais je ne suis pas sûre qu'il ne puisse être réduit en utilisant dans le calcul de la population théorique un coefficient variable qui reste à mesurer pour la souche utilisée par REED.

Des exemples comparables peuvent être fournis par les populations naturelles. Les équilibres entre différents remaniements chromosomiques chez *Drosophila pseudoobscura* signalés par LEVENE, PAVLOVSKY et DOBZHANSKY (1954), WRIGHT et DOBZHANSKY (1946), DOBZHANSKY (1948). DA CUNHA (1951), DOBZHANSKY et PAVLOVSKY (1953), équilibres qui rangent les valeurs adaptatives des remaniements *Standard-Chiricahua-Arrowhead* dans un ordre diffé-

rent selon qu'un troisième génotype est ou non présent peuvent relever de phénomènes de cet ordre. Il en va de même pour les faits constatés par SPIESS (1957) chez *Drosophila persimilis*: divers remaniements chromosomiques qui coexistent en populations avec un équilibre déterminé sont susceptibles de l'atteindre par différents moyens; par exemple, le remaniement MD, dont la fréquence d'équilibre est de 35 o/o diminue jusqu'à 28 o/o avant de remonter à 35 o/o, lorsque la population est commencée avec une forte proportion de MD. La variabilité de la résistance larvaire selon la fréquence des génotypes en présence peut certes jouer un rôle dans l'établissement de cet équilibre, mais comme le remarque l'auteur lui-même, elle ne suffit pas à tout expliquer. Une mesure de sélection sexuelle entre les différents remaniements éclairerait peut-être le problème.

Indépendamment de l'analyse des cas litigieux, l'examen des causes de la variation du coefficient de sélection sexuelle, en fonction de la composition génétique de la population, devrait donner une indication quant à la généralisation possible du phénomène.

CHAPITRE III

LES VARIATIONS SPONTANÉES DU COEFFICIENT DE SÉLECTION SEXUELLE

I. — Les variations de la compétition entre *Bar* et son allélomorphe sauvage.

Deux ans après la fin des mesures d'isolement entre *Bar* et *sauvage*, de nouvelles mesures sont entreprises. Entre temps, la souche a été conservée par croisements consanguins afin de la maintenir isogénique. Cinq expériences effectuées en juin-juillet 1952 donnent un coefficient fort différent de celui trouvé en 1950, bien que la technique soit la même (tableau V, courbe 4). L'homogénéité des résultats relatifs aux différents génotypes femelles permet de conclure que ceux-ci n'influent pas sur la sélection. Mais le coefficient de sélection sexuelle K , toujours variable en fonction de la proportion des deux types de mâles, est bien plus faible encore que précédemment, traduisant un désavantage plus sensible des mâles *Bar*.

Une autre série de mesures échelonnées sur deux mois (novembre-décembre 1952), après une nouvelle interruption de trois mois, donne des résultats encore différents: le coefficient sélectif n'a plus la même valeur pour les femelles *Bar* et pour les femelles *sauvages*. Il est dans les deux cas plus élevé qu'en juillet et peut dépasser 1 pour les femelles *Bar* homozygotes, ce qui traduit un avantage sélectif des mâles *Bar* et une tendance à l'homogamie qui ne s'était encore jamais manifestée dans la souche (tableau V, courbe 4).

Or, une contamination de la souche par une mouche étrangère semble à écarter puisque la souche utilisée est marquée par le gène *forked*, très rare

dans la nature et qu'aucune intrusion de *sauvages* n'a été remarquée dans la population utilisée. Une modification des conditions expérimentales passée inaperçue n'apparaît pas non plus très vraisemblable, le travail ayant été effectué par le même expérimentateur, dans des conditions bien définies; une étude ultérieure des conditions expérimentales devait permettre d'écarter cette hypothèse, les conditions susceptibles de modifier l'isolement étant parfaitement contrôlables. Il faut donc admettre que la source de variation se trouve dans le patrimoine héréditaire qui a, par ailleurs, présenté de tous temps de sérieuses anomalies.

Au cours de l'année précédant les premières mesures d'isolement sexuel la fertilité de la souche est si faible que tout élevage suivi est impossible, puis brutalement, la souche se remet à prospérer. Dix-huit mois plus tard, le phénomène se manifeste à nouveau. L'éventualité d'une stérilité des mâles, fréquente dans les souches hautement isogéniques, est alors examinée. Mais 28 mâles isolés avec chacun deux femelles vierges se montrent tous fertiles; l'expérience recommencée avec 53 mâles ne met en évidence qu'un seul cas de stérilité. La stérilité des femelles est, au contraire, considérable: dans l'expérience 9, 79 femelles sur 274 soit 29 o/o ne donnent pas de descendance bien que maintenues en présence des mâles pendant 5 jours: dans l'expérience 11, cette proportion atteint 41 o/o.

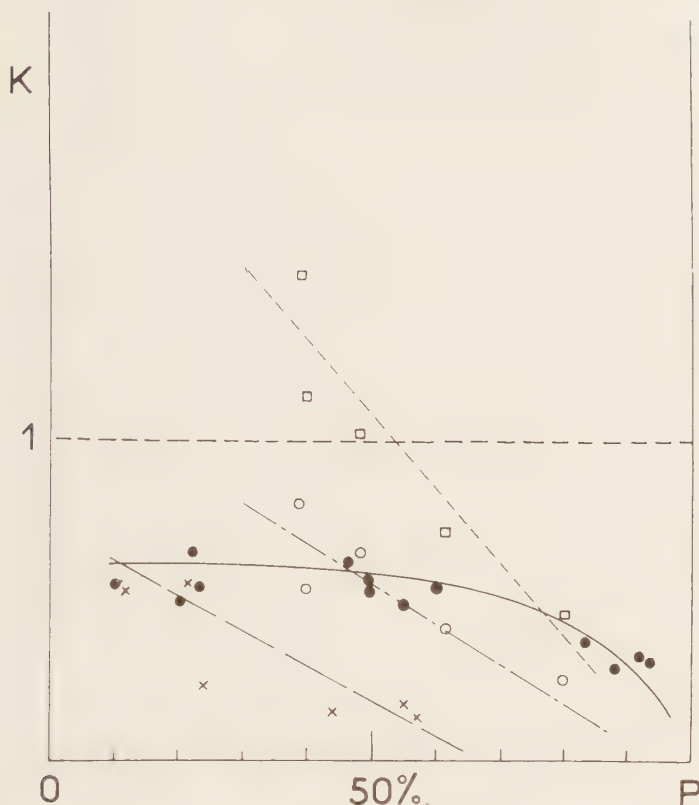
En outre, toutes les populations constituées à partir de cette souche présentent un taux de masculinité légèrement favorable aux mâles (tableau VI). En février, c'est-à-dire deux mois après la seconde période de stérilité, une popu-

TABLEAU V

Les variations incontrôlées du coefficient de sélection sexuelle entre Bf et B+f

(Les valeurs de p significatives pour les tests du χ^2 sont soulignées).

Date	N° exp.	Fréq. σ Bf $\rightarrow$	Homogénéité des ♀		K	Coef. sél. des ♀ Bf/Bf	Coef. sél. des ♀ B+f/B+f
			χ^2	p			
Juin-juillet 1952	39	11,9 o/o			0,55 $\pm$ 0,19		
	42	21,6 »	0,0021	0,95 < p	0,55 $\pm$ 0,11		
	37	24,2 »	2,4177	0,10 < p < 0,20	0,24 $\pm$ 0,06		
	35	44,1 »			0,16 $\pm$ 0,04		
	41	55 »	0,0122	0,90 < p < 0,95	0,17 $\pm$ 0,03		
	36	57,9 »	2,6186	0,10 < p < 0,20	0,14 $\pm$ 0,02		
Novembre-décembre 1952	53	39 o/o	5,4883	0,01 < p < 0,02	1,52 $\pm$ 0,22	0,80 $\pm$ 0,16	
	52	40,3 »	5,4580	0,01 < p < 0,02	1,13 $\pm$ 0,25	0,54 $\pm$ 0,11	
	54	48,7 »	2,1395	0,10 < p < 0,20	1,02 $\pm$ 0,23	0,65 $\pm$ 0,10	
	51	61,8 »	3,4750	0,05 < p < 0,10	0,71 $\pm$ 0,13	0,40 $\pm$ 0,08	
	50	80 »	3,8790	p < 0,05	0,46 $\pm$ 0,09	0,25 $\pm$ 0,08	



COURBE 4. — Les variations incontrôlées du coefficient de sélection sexuelle entre Bar et sauvage.

En abscisse : proportion de mâles Bar (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- 1949-1950,
- × juin-juillet 1952,
- ♀ Bf/Bf
- ♀ $B+f/B+f$ } novembre-décembre 1952.

lation s'éteint faute de femelles (tableau VI, population D). Sept ans après, le phénomène se manifeste à nouveau dans la souche conservée au laboratoire. Novitski (1947) a mis en évidence chez *Drosophila affinis* un mécanisme génétique qui amène certains mâles à ne produire que des mâles ; d'autres cas de répartition anormale des sexes jouant cette fois en faveur des femelles, ont été expliqués par la présence d'un récessif du chromosome 1 (STURTEVANT et DOBZHANSKY, 1936 ; WALLACE, 1948). S'agit-il ici d'un phénomène de ce type ou d'un gène porté par l'X et susceptible de diminuer la vitalité des porteurs à l'état homozygote ? La manifestation extrême du phénomène dans la population D rend la première hypothèse plus vraisemblable, mais il est impossible de conclure avec certitude tant qu'une étude génétique du phénomène n'aura pas été faite.

TABLEAU VI

Les anomalies du taux de masculinité dans les populations contenant le mutant Bar.

Population	Date	Nombre de ♀	Nombre de ♂	Fréquence des ♂
A	10-11-1949	1.257	1.303	50,9 o/o
	29-11 1949	812	936	53,5 »
	10-12-1949	813	1.263	60,8 »
B	4-4-1948	736	831	53 o/o
	15-6-1948	1.603	1.577	49,6 »
C	14- 1-1948	1.617	1.278	44,1 o/o
	24- 1-1948	1.414	1.146	44,8 »
	29- 2-1948	851	1.379	61,8 »
	14- 5-1948	1.205	1.239	50,7 »
	7- 7-1948	713	794	52,7 »
	29-10-1948	705	748	51,5 »
D	2-2-1950	838	1.260	60,0 o/o
	15-3-1950	30	208	87,4 »
	27-3-1950	0	48	—

II. — Les caractéristiques de la souche Bar forked.

Le phénomène le plus curieux dans l'histoire de cette souche est certainement l'apparition dans l'une des cages à populations d'un mâle *Bar forked* à corps noir, ailes retournées, œil rouge vif et ocelles blanches, alors qu'aucun de ces caractères n'a jamais été trouvé, même isolément dans la population. Cet individu, unique dans une population de 1.179 *Drosophiles*, est isolé lors de sa découverte. Un mois plus tard, un nouveau dénombrement de la population révèle trois individus identiques sur une population de 1.146 mouches (deux mâles, une femelle). L'entrée dans la cage d'une *Drosophile* extérieure à la population semble peu probable. Les individus aberrants étant *forked*, et *forked* ne se rencontrant que fort rarement dans la nature. Par ailleurs, la pureté de la lignée ne peut être mise en cause, les croisements frère par sœur issus d'un seul couple qui relayaient périodiquement les croisements individuels pour éviter une trop grande consanguinité montrant toute mutation récessive, s'il s'en était trouvée. L'identification des mutations est donc entreprise.

A. — L'IDENTIFICATION GÉNÉTIQUE DU MUTANT

Des croisements en retour avec une souche sauvage montrent qu'il s'agit de 2 ou 3 mutations récessives autosomales, situées sur le même chromosome. La couleur du corps et la forme des ailes, que nous appellerons provisoire-

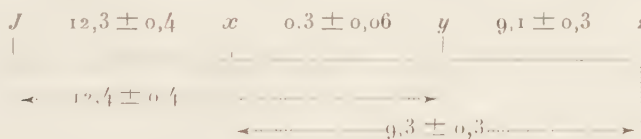
ment x et y , z étant réservé à l'œil, sont déterminées par un seul gène ou par deux gènes fortement liés que des croisements avec les stocks $\frac{DCXF}{II}$ et ey_v permettent de situer sur le second chromosome.

TABLEAU VII

Recombinaison à 25° des chromosomes issus de la souche xyz avec Jammed et Sauvage

Recombinaison avec <i>Jammed</i> dans 7.598 chromosomes	$-xyz$	3 446	$J--z$	191	$x-z$	6
	$J+++$	2.706	$+xy+$	300	$J+y+$	6
	$Jxyz$	339	$+++z$	33	$++y+$	1
	$++++$	391	$Jxy+$	163	$Jx+z$	9
	$J+yz$	0	$++yz$	0		
	$+x++$	3	$Jx++$	1		
Recombinaison avec <i>Sauvage</i> dans 9.018 chromosomes	$+++$	4.125	$b++$	14		
	$bjen$	4.082	$+jen$	20		
	$bj+$	331	$+j+$	3		
	$++cn$	441	$b+cn$	2		

La localisation sur celui-ci est entreprise en croisant avec *Jammed* gène dominant situé au locus 41, et avec *Lobe*, autre dominant du locus 72. Les rétrocroisements avec le triple récessif donnent en F_2 les recombinaisons portées dans le tableau VII qui permettent d'établir les distances suivantes entre J , x , y et z .



Il semble donc que les gènes soient dans l'ordre $Jxyz$, mais la distance entre x et y est très petite, de l'ordre de grandeur des erreurs, de sorte qu'une nouvelle évaluation est nécessaire avant toute conclusion ferme. Celle-ci est effectuée par rétrocroisement de xyz avec le triple dominant; les résultats (tableau VII) permettent de calculer les distances suivantes :



y est donc bien entre x et z .

Une localisation de même type par rapport à *Lobe* effectuée sur 6.914 chromosomes indique que x , y , z sont situés entre *Jammed* et *Lobe*.

Jammed étant au locus 41, on peut penser qu'il s'agit de *black* (locus 48,5), *jaunty* (locus 48,7) et *cinnabar* (locus 57,5), ce que confirme le croisement

avec les mutations correspondantes. Mais si les distances calculées entre x , y et z coïncident tout à fait avec les distances données par les cartes dans des conditions expérimentales analogues, comme l'indique le tableau suivant :

locus établis d'après les cartes	{	$b \xrightarrow{0,2} j$	$\xrightarrow{8,8}$	cn
locus calculés par rétrocroisements	{	$x \xrightarrow{0,4} y$	$\xrightarrow{8,6}$	z

la distance qui sépare ces 3 gènes de *Jammed* est sensiblement supérieure à la distance indiquée par les tables puisque l'on trouve 12,3 unités de « crossing-over » entre *Jammed* et *black* au lieu de 7,5. L'examen cytologique qu'a bien voulu effectuer Mme GANS-DAVID, ce dont je la remercie vivement, n'a rien montré d'anormal, mais l'abondance d'hétérochromatine entre les bandes 32 F de 2 L et 42 A de 2 R rend l'examen particulièrement délicat et ne permet pas d'écarter l'existence d'un modificateur de « crossing over », non plus que celle de très petits remaniements chromosomiques tels qu'en décrit GOLDSCHMIDT (1937-1939) dans ses souches à haute mutabilité.

L'hypothèse de la contamination par une Mouche étrangère, déjà discutée au début de ce chapitre apparaît encore bien moins probable après identification des mutations : si *black* et *cinnabar* existaient alors au laboratoire, *jaunty* n'y était point, non plus que dans aucun laboratoire français. Il ne peut donc s'agir, malgré l'improbabilité d'un tel phénomène, que d'une triple mutation spontanée. L'examen ultérieur de la souche devait confirmer cette interprétation.

B. — LA SOUCHE *fbjcn*.

La souche *fbjcn* conservée en petites populations devait donner naissance à de multiples mutations ou malformations : en janvier 1952, l'isolement de 100 femelles révèle 25 o/o de stérilité. 15 descendance individuelles sur 25 examinées présentent en F_1 des anomalies, dont 5 entraînent la stérilité, les 10 autres se présentant comme des mutations phénotypiques (tableau VIII) :

— 5 fois le même phénotype, soies tronquées, déterminé par un gène récessif mendélien (parents nos 2, 3, 8, 14, 18), avec parfois apparition d'anomalies dans la descendance (8) ;

— 1 mutation récessive liée au sexe (ailes gaufrées, 19) ;

— 2 fois la même mutation dominante (ailes écartées en biais 23 et 24) apparue l'une des deux fois avec un caractère perdu à la génération suivante (aile réduite, 23) ;

— 2 fois un caractère disparu dès la génération suivante (ailes écartées, 21 et une soie scutellaire tronquée, 11).

Ces mutations n'ont pas été localisées lors de leur apparition, l'aspect imprévisible des résultats semblant alors rendre l'analyse du phénomène sans issue.

A la même époque, apparaissent dans le stock *bjcn*, une femelle à abdomen dissymétrique et une aile vestigiale ainsi qu'une femelle n'ayant qu'un demi-thorax et une demi-aile, tandis que la souche *Bf* dans laquelle est

TABLEAU VIII
La descendance des femelles *bjn*.

Parents n°	F ₁	F ₂	F ₃
8	10 ♀ à soies tronquées.	+	Soies tronquées : 35. Normaux : 97. 1 ♂ avec 1 seule aile et thorax tordu.
2-3	♀ à soies tronquées.	+	Soies tronquées.
14-18	<i>id.</i>	<i>id.</i>	<i>id.</i>
10	3 ♀ présentant une seule soie scutellaire tronquée.	+	+
11	1 ♀ à soies tronquées, 1 aile gaufrée.	Stérile.	
16-25	1 ♀ à abdomen phénotypiquement « abnormal ».	Stérile.	
19	♀ à ailes gaufrées. ♂ normaux.	+	♀ à ailes gaufrées. ♂ normaux.
21	Ailes en position écartée.	+	+
22	Thorax fendu, dissymétrique.	Stérile.	
23	1 ♀ présentant 1 aile réduite en position écartée.	1 ♂ à ailes en position écartée.	Quelques individus à ailes en position écartée.
24	1 ♂ à ailes écartées en biais, soies tronquées.	Individus à ailes écartées, soies tronquées.	Individus à ailes écartées, soies tronquées.
20	♀ à scutellum élargi.	Stérile.	

Les F₁ représentent la descendance d'une seule femelle mutante vierge croisée avec un ♂ *bjn* d'un tube n'ayant pas montré de mutation, ou bien l'inverse quand la mutation est apparue chez un ♂.

apparus la triple mutation donne naissance à une collection de monstres : femelle à métamérisation anormale, femelle à huit pattes, femelle à thorax divisé, toutes stériles. Les réversions s'y multiplient de même que les mutations : mâle aux ailes en toit, non identifié, mâle à corps noir et œil blanc, porteur de trois mutations du second chromosome, *black* et *cinnabar* déjà trouvées auxquelles s'ajoute *brown* (locus 104,5), seconde mutation triple de la souche.

C. — MUTABILITÉ DE LA SOUCHE BAR FORKED

Il semble dès lors certain que la souche *Bar forked* présente une mutabilité exceptionnellement élevée. Bien que rares encore, d'autres cas de haute mutabilité ont déjà été signalés chez *Drosophila melanogaster* : le premier,

trouvé par GOLDSCHMIDT en 1929, est d'abord considéré comme le fruit des chocs thermiques subis par la souche *Florida* utilisée, puis l'interprétation est réfutée par l'auteur lui-même, des expériences répétées n'ayant pas produit le même résultat (1935, 1937, 1939). Huit ans après, PLOUGH et HOLT-HAUSEN (1937) signalent une souche *Florida* à haute mutabilité qui présente de nombreux mutants visibles, tandis que DEMEREC (1937), testant la fréquence des léthaux spontanés liés au sexe de 15 lignées différentes, trouve 3 lignées à mutabilité élevée, dont *Florida*. D'autres cas de haute mutabilité sont découverts par VALADARES (1938) dans une lignée pure w^c de *Drosophila melanogaster* provenant de Berlin, par TINIAKOV (1939) dans une lignée attrapée aux environs de Moscou et conservée pure au laboratoire, par NEEL (1942) et IVES (1950).

Les faits que j'ai pu observer ressemblent beaucoup à ceux décrits par GOLDSCHMIDT. L'évaluation du nombre de léthaux liés au sexe dans la souche *Bar forked* est alors entreprise par la méthode *CIB*; elle donne 11 léthaux et 7 semi-léthaux liés au sexe pour 795 individus, soit une fréquence de $2,2 \pm 0,5$ o/o bien supérieure à la normale. Dans un second test par la méthode Müller 5 ⁽¹⁾, portant sur 583 individus, la léthalité mesurée est nulle, bien que l'expérience ait été faite à partir de lignées apparemment anormales, avec des soies tronquées ou un taux de masculinité augmenté. L'expérience, recommencée à partir de femelles prises au hasard dans la population, ne met en évidence que 2 léthaux sur 782 individus testés.

La mutabilité a-t-elle disparu entre les deux premiers examens ou bien est-elle seulement sporadique ou masquée par les erreurs d'échantillonnage? La première et la troisième hypothèse semblent à écarter, car la souche *Bf* présente périodiquement des augmentations considérables du taux de réversion ou de masculinité, des modifications brutales de sa valeur sélective, auxquelles fait suite un calme relatif. Tout se passe comme si des périodes de haute mutabilité succédaient à des périodes de stabilité. Le phénomène, déjà signalé par SPENCER (1935) chez *Drosophila funebris*, s'explique peut-être par l'inégalité du taux de mutation des membres d'une même population à haute mutabilité constaté par IVES (1943, 1945). La mutabilité serait le fait d'une partie des individus de la population porteurs d'un élément mutateur.

(1) Cette méthode d'identification des léthaux liés au sexe est basée sur l'emploi d'une souche dont le chromosome X porte, outre Bw^c de nombreuses inversions inhibitrices d'enjambement. Les croisements se font de la manière suivante :

$$\begin{array}{lcl}
 P & \text{♀ } \frac{M^s}{M^s} & \times \text{ ♂ } \frac{+}{+} \text{ (souche à tester)} \\
 & \downarrow & \\
 F_1 & \text{♀ } \frac{M^s}{+}; & \downarrow \text{ ♂ } \frac{M^s}{+}, \text{ que l'on croise entre eux.} \\
 F_2 & \text{♀ } \frac{M^s}{M^s}; \frac{M^s}{+}; & \text{ ♂ } \frac{M^s}{+}; \frac{+}{+}.
 \end{array}$$

Les mâles sauvages ($\frac{+}{+}$) n'apparaissent pas en F_2 lorsque le mâle de la lignée d'origine porte un léthal sur le chromosome X.

Ce « mutateur » induirait des mutations en nombre plus ou moins considérable, mais qui, toutes, tendraient à créer de nouveaux génotypes; ceux-ci, en concurrence perpétuelle avec des individus déjà soumis à la sélection, auraient de fortes chances d'être moins adaptés, donc éliminés, entraînant une raréfaction des porteurs de mutateur, et par suite une baisse de la mutabilité. Il est d'ailleurs à noter que de nombreux auteurs travaillant la mutabilité, en particulier dans la souche *Florida*, ont été victimes de sa brusque disparition.

Le terme de « mutateur » ne préjuge évidemment en rien du mécanisme déclencheur. En effet, GOLDSCHMIDT (1929), GOLDSCHMIDT, GARDNER et KODANI (1939) attribuent la mutabilité à de nombreux petits remaniements chromosomiques, dont DEMEREC (1929, 1937), NEEL (1942), IVES (1950) nient l'existence considérant que des « mutagènes », gènes susceptibles d'augmenter l'instabilité des autres gènes, en sont responsables.

Les faits que j'ai constatés semblent également assez proches de ceux signalés par MCCLINTOCK (1952-1953) sur le maïs, où la mutabilité est due à un système de deux unités d'hétérochromatine dont l'une, capable de se déplacer sur le chromosome, modifie l'expression du gène près duquel elle s'insère, évoquant les petits remaniements chromosomiques de GOLDSCHMIDT, tandis que l'autre contrôle les déplacements de la première sur le chromosome, et par suite la fréquence de mutabilité, comme les mutagènes de DEMEREC et IVES. Ces particules sont souvent associées à des remaniements chromosomiques, translocations ou inversions telles qu'on en signale dans les souches à haute mutabilité de *Drosophiles*.

D. — LES VARIATIONS DU COEFFICIENT ET LA MUTABILITÉ

Si l'on considère que la période de haute mutabilité se situe entre la première et la seconde série d'expériences et que cette mutabilité semble perdue ou du moins masquée à la fin de la troisième série, on peut envisager qu'il existe une liaison entre la mutabilité de la souche et les variations du coefficient d'isolement sexuel. Entre les deux premières séries d'expériences, une série de petites mutations à conséquences physiologiques se seraient accumulées, qui auraient abouti à une modification des deux génomes. Mais les génomes résultants, moins adaptés que le génome de la période de stabilité, poli par de multiples générations passées dans des conditions de vie identiques, seraient modelés à leur tour par la sélection, ce qui entraînerait une modification de l'isolement sexuel et expliquerait l'homogénéité moindre des expériences de la deuxième et de la troisième série.

III. — Les variations d'isolement entre white et son alléломorphe sauvage.

C'est alors que croyant perdue la mutabilité de la souche, je commençai l'examen de *white*. En effet, une reproduction, même artificielle, du phénomène, avait plus de chances d'être réalisée avec un mutant instable, à haute

fréquence de mutations, multiples allèles et grande sensibilité aux conditions extérieures. En outre, *white*, mutation liée au sexe, était favorable aux mesures d'isolement sexuel, comme l'avaient montré REED et REED (1950).

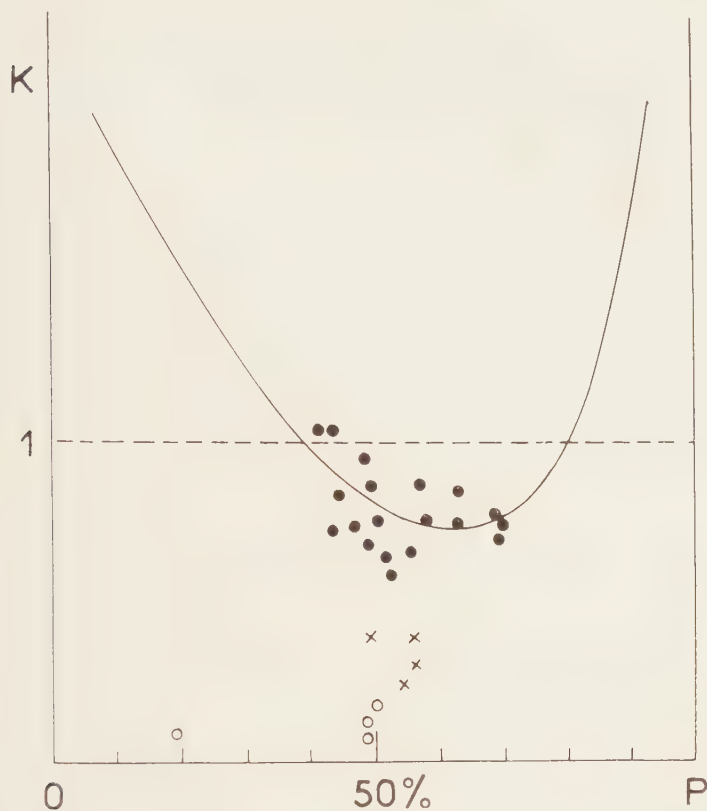
Les résultats de mai-juin 1953, bien homogènes, ont été signalés dans le second chapitre (tableau IV, courbe 3). Mais encore très partiels, ils exigeaient de nouvelles mesures. Elles sont effectuées en octobre-novembre 1953, mars 1954, puis mai-juin 1954; les résultats sont consignés dans les tableaux IV et IX et la courbe 5.

Les deux premières séries sont extrêmement différentes des précédentes, bien qu'elles n'en soient séparées que par huit puis douze générations durant lesquelles l'isogénisation a été maintenue par croisements consanguins sur milieu au Maïs. S'agit-il d'une variation passée inaperçue des conditions expérimentales? Comme pour *Bar*, le phénomène semble peu probable, et une analyse détaillée de celles-ci poursuivie ultérieurement montrera que cette éventualité est à repousser, en raison de l'homogénéité des résultats. Reste la possibilité d'une contamination par une Mouche étrangère à la souche. Mais si cette contamination a eu lieu en septembre, comment expliquer l'homogénéité des résultats d'octobre? Et si elle a eu lieu en juillet, de telle sorte qu'un nouvel équilibre ait pu se rétablir, comment admettre que le nouveau génome formé, qui provenait d'une Mouche *sauvage*, donc plus vigoureuse que les Mouches isogéniques, se trouve éliminé au point que l'on retrouve en mai-juin 1954, c'est-à-dire sept mois plus tard et environ vingt générations, un équilibre identique à celui de mai-juin 1953? Les chances de rétablissement d'un tel équilibre sont tellement minimes qu'il semble légitime d'écarter l'hypothèse d'une contamination de la souche par des éléments étrangers.

TABLEAU IX

Les variations incontrôlées du coefficient de sélection sexuelle entre le mutant White et son allélomorphe Sauvage.

Octobre-novembre 1953			Mars 1954		
N° exp.	Fréquence σ w dans pop. σ	Coefficient sélectif [K]	N° exp.	Fréquence σ w dans pop. σ	Coefficient sélectif [K]
4	20 o/o	0,10 $\pm$ 0,10			
18	50 "	0,08 $\pm$ 0,04	51	50 o/o	0,40 $\pm$ 0,10
19	50 "	0,13 $\pm$ 0,03			
20	51 "	0,19 $\pm$ 0,05	45	55,3 "	0,26 $\pm$ 0,07
			46	56,8 "	0,31 $\pm$ 0,08
			49	57,3 "	0,40 $\pm$ 0,05



COURBE 5. — Les variations incontrôlées du coefficient de sélection sexuelle entre white et sauvage.

En abscisse : proportion de mâles white (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- ● — Exp. de mai-juin 1953 et mai-juin 1954,
 — ○ — Exp. d'octobre-novembre 1953,
 — × — Exp. de mars 1954.

La seule explication possible est donc qu'entre juillet et octobre, dans la population extrêmement réduite que constituait la bouteille à souches, se sont produites une ou des mutations physiologiques qui, sur le plan de l'isolement sexuel avantageaient l'allélomorphe *sauvage* (w^+) de telle façon que celui-ci s'est installé, profitant peut-être d'une certaine vigueur hybride entre chromosomes mutés et chromosomes initiaux. Mais, soit que des facteurs sélectifs d'un autre ordre tels que sélection larvaire ou fécondité, soit que des recombinaisons ultérieures aient détruit ces équilibres précaires, les chromosomes initiaux — sélectionnés par de nombreuses générations dans un milieu étroitement déterminé — ont peu à peu éliminé les chromosomes mutés et rétabli l'équilibre primitif. La mutabilité de la souche en novembre 1953 est en effet

de $1 \pm 0,3$ o/o, alors qu'elle est nulle en juin 1954, date à laquelle l'isolement sexuel est revenu à sa valeur primitive.

L'étonnante stabilité de l'équilibre génétique de la souche est probablement due à l'origine hybride de celle-ci. Issue d'un croisement entre une lignée *white* et *Oregon RC*, elle offrait au départ un potentiel de variation tel que la sélection pouvait ajuster rigoureusement la souche à son milieu. Cette hypothèse, impossible à démontrer rigoureusement dans le cas qui nous occupe étant donnée la complexité des mécanismes analysés, a été testée de façon très pertinente par HARRISON et MATHER (1950) sur un caractère plus accessible, le nombre de soies abdominales. Ces auteurs réussissent à sélectionner le nombre de soies dans les lignées hétérozygotes obtenues par croisement d'individus sauvages, mais échouent pour les lignées homozygotes. Sur le même matériel, et par des techniques analogues, DURRANT et MATHER (1954) mettent en évidence dans une lignée consanguine depuis 300 générations des variations tout à fait comparables aux variations du coefficient constatées durant les périodes d'instabilité.

IV. — Discussion.

Les résultats relatifs aux deux mutants sont donc concordants, mais il peut sembler étonnant que l'examen de deux souches les révèle toutes deux à haute mutabilité. En fait, le phénomène est certainement beaucoup plus fréquent qu'il n'est habituellement admis, mais les techniques expérimentales susceptibles de le mettre en évidence ne sont que rarement employées et le phénomène, de déterminisme incontrôlé et par suite irréproductible, est imputé le plus souvent à des erreurs expérimentales. En effet, bien que de multiples études sur les populations naturelles aient montré une abondance insoupçonnée de mutants (CHETVERIKOV, 1926; TIMOFEEF-RESSOVSKY, 1927-1935; DUBININ, 1928-1934-1936-1937; BERG, 1941-1942; IVES, 1945; SPENCER, 1947; BOESIGER, 1953; E. GOLDSCHMIDT, 1955) et bien que l'examen de caractères quantitatifs révèle une variabilité bien plus considérable que celle observée pour les caractères morphologiques (MATHER, 1941; MATHER and WIGAN, 1942; HARRISON and MATHER, 1950), nombreux sont les auteurs qui considèrent que la longueur du processus évolutif suffit à expliquer l'accumulation des mutations sans qu'il soit besoin d'invoquer des périodes de mutabilité. L'analyse de certains caractères quantitatifs dans des souches homozygotes révèle pourtant une variation qui ne peut s'expliquer que par une mutabilité élevée (DURRANT and MATHER, 1954).

Quelle que soit la fréquence de mutabilité dans les populations naturelles, l'isolement sexuel se présente comme un phénomène de valeur constante tant que la stabilité génétique de la souche est assurée, mais susceptible de variation dès que la mutabilité de la souche augmente. Dans ces conditions, l'introduction de la mutation dans une autre souche doit modifier la valeur de l'isolement sexuel; la production artificielle de mutations dans la souche doit agir dans le même sens, rendant impossible l'obtention de résultats homogènes; l'utilisation de souches naturelles récemment capturées et présentant

une haute hétérogénéité doit avoir un résultat identique. J'ai essayé de le vérifier ; mais au préalable j'ai tenté l'analyse des facteurs susceptibles d'agir sur l'isolement sexuel, afin de préciser s'ils pouvaient — malgré les précautions expérimentales prises — être responsables des modifications constatées.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA COMPÉTITION SEXUELLE

Les expériences précédentes semblaient avoir été faites dans des conditions de température et de densité constantes, avec des animaux bien nourris et de même âge. Mais une variation passée inaperçue de certains facteurs expérimentaux ne pouvait-elle être à l'origine des variations incontrôlées du coefficient de sélection sexuelle ?

A supposer même que cette hypothèse puisse être écartée, les variations considérables des milieux naturels appelaient une analyse de l'influence de ces différents facteurs, analyse qui a été faite en utilisant des populations de 200 individus élevés en cristallisoir.

I. — Influence de l'alimentation.

Normalement, les individus destinés aux expériences sont issus de 50 couples laissés pendant 48 heures dans un cristallisoir de 1 litre renfermant 300 cm³ de milieu de Pearl ; une épaisse solution de levure est ajoutée les 3^e et 5^e jours afin d'éviter la sous-alimentation des larves.

La compétition a été organisée entre animaux de ce type et animaux sous-alimentés. Les animaux sous-alimentés provenant de 200 couples laissés pendant deux jours dans les cristallisoirs sans autre ensemencement que celui qui précède l'introduction des parents, présentent une taille sensiblement réduite.

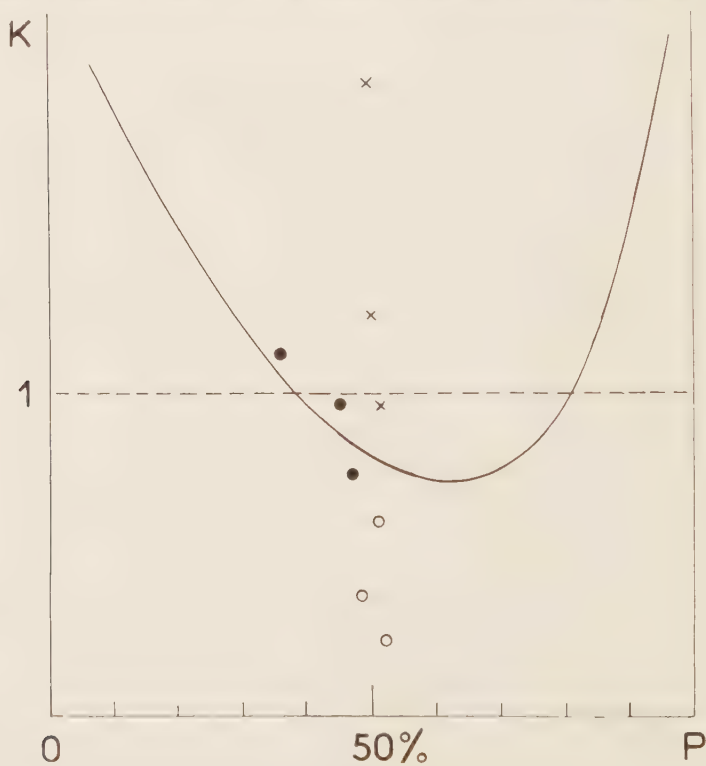
Trois types d'expériences ont été tentés :

- 1^o femelles mal nourries, mâles bien nourris ;
- 2^o femelles et mâles *sauvages* bien nourris, mâles *white* mal nourris ;
- 3^o femelles et mâles *white* bien nourris, mâles *sauvages* mal nourris.

Les résultats de la première série d'expériences, comparables à ceux obtenus avec des animaux bien nourris, permettaient de conclure que la sous-alimentation des femelles n'influence pas le choix. Les séries 2 et 3 ont montré un désavantage très net des mâles mal nourris (tableau X, courbe 6), mais il m'a été impossible d'obtenir des résultats homogènes ; les résultats relatifs à la concurrence entre deux types de mâles mal nourris étaient encore plus hétérogènes : en effet, s'il est relativement aisé de fournir aux larves un excès de nourriture, il est presque impossible et sans intérêt pour le cas qui nous préoccupe, de contrôler rigoureusement la sous-alimentation. Il est en

TABLEAU X
Influence de l'alimentation.

Conditions expérimentales	N° exp.	Fréquence σw dans pop. σ	Nombre de φ examinées	Coefficient de sélection K
σw et φ bien nourris	280	50,5 0/0	79	1,99
σw^+	281	51 »	84	1,25
mal nourris	282	51,6 »	89	0,96
σw^+ et φ bien nourris	286	49 »	100	0,37
σw	288	52,6 »	81	0,24
mal nourris	289	51,6 »	58	0,61
σ bien nourris	290	36,5 »	79	1,12
	291	47,5 »	83	0,75
φ mal nourries	292	46 »	87	0,99



COURBE 6.

autre fort probable que les variations individuelles prennent une amplitude plus considérable lorsque les conditions de milieu se détériorent, rendant l'homogénéisation plus difficile.

Ces résultats ne sont pas en contradiction avec ceux obtenus dans les populations stationnaires où les résultats sont homogènes malgré la concurrence larvaire : la concurrence est, dans ce mode d'élevage, si extrême que, seuls, les premiers œufs pondus peuvent éclore, les larves plus jeunes étant vouées à périr d'inanition.

Une sous-alimentation moyenne telle qu'il pourrait s'en produire dans les cristallisoirs se traduisant par une hétérogénéité des résultats et les individus élevés en cristallisoir ayant donné des résultats homogènes, il est légitime de conclure à une nutrition suffisante et homogène dans ce mode d'élevage.

II. — Influence de l'hygrométrie.

L'hygrométrie était susceptible d'agir sur la croissance larvaire, l'optimum hygrométrique variant d'une forme à l'autre. Elle pouvait également modifier l'activité des individus en présence ; l'influence de la sécheresse sur certains équilibres chromosomiques a, en effet, été mise en évidence par DOBZHANSKY (1952) sans que le mode d'action ait été précisé par ailleurs.

L'hygrométrie a été contrôlée, dans les limites compatibles avec la vie de la *Drosophile*, par l'introduction dans les étuves de bacs remplis de solutions sursaturées de différents sels, CO_3Ca pour 51 RH, ClNa pour 76 RH, $\text{PO}_4\text{H}_2\text{NH}_4$ pour 93 RH, selon les techniques préconisées par BUXTON et MELLAUBY (1934). En fait, ce contrôle hygrométrique est assez illusoire : si l'hygrométrie peut être à peu près constante dans les cristallisoirs où mâles et femelles sont introduits après éclosion, alors que l'ensemencement en levure est sec, l'hygrométrie dans les cristallisoirs où se développent larves et pupes reste très variable avec les ensemencements complémentaires en levure fraîche des 3^e et 5^e jours. L'hygrométrie dans le cristallisoir durant cette période est elle-même sujette à caution, un gradient d'humidité existant de la gélose à la gaze.

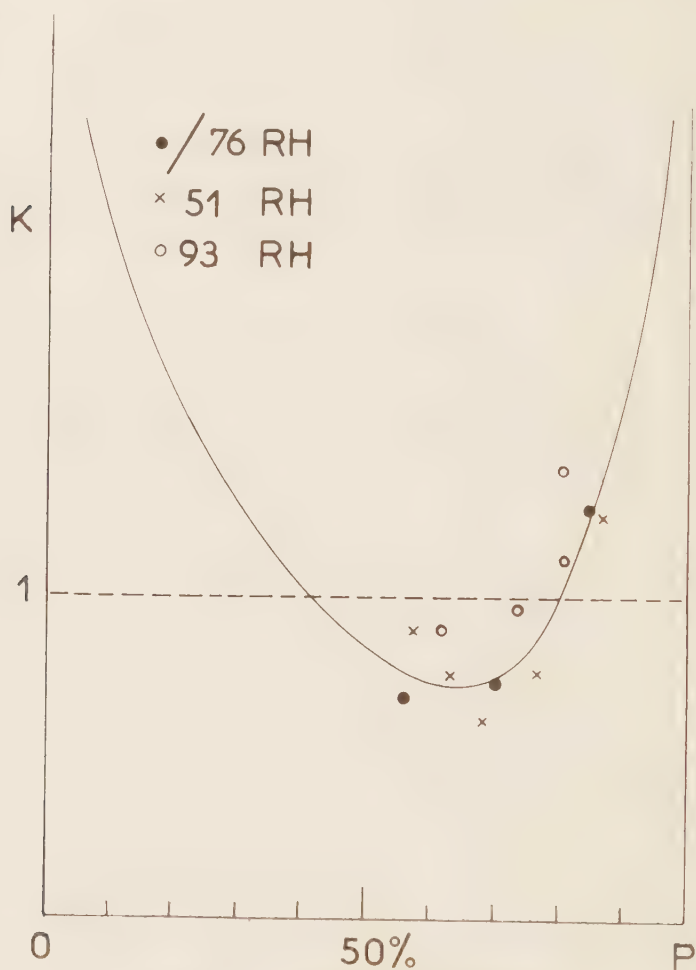
Malgré ce manque de rigueur, les résultats ont été suffisamment homogènes pour que l'on considère l'isolement comme indifférent à l'hygrométrie, du moins avec la technique employée (courbe 7). Il est néanmoins impossible

COURBE 6. — Influence de l'alimentation.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).
En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- × ♂ *white* bien nourris, ♂ *w⁺* mal nourris,
- ♂ *w⁺* bien nourris, ♂ *white* mal nourris,
- ♂ bien nourris, ♀ mal nourries.

d'affirmer que l'humidité atmosphérique n'agit pas sur l'isolement sexuel, tant que de nouvelles mesures sur milieu à hygrométrie constante n'auront pas été faites.



COURBE 7. — Influence de l'humidité.

En abscisse : proportion de mâles white (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

III. — Influence de la densité.

Si la plupart des expériences ont été faites en plaçant 200 individus dans un cristalliseur de 1 litre — densité qui correspond à 2.000 individus dans une cage à population — certaines autres, effectuées à partir de populations syn-

thétiques ou à l'équilibre, ont montré des fluctuations d'effectifs assez considérables pour être susceptibles d'entraîner des modifications du taux de sélection sexuelle.

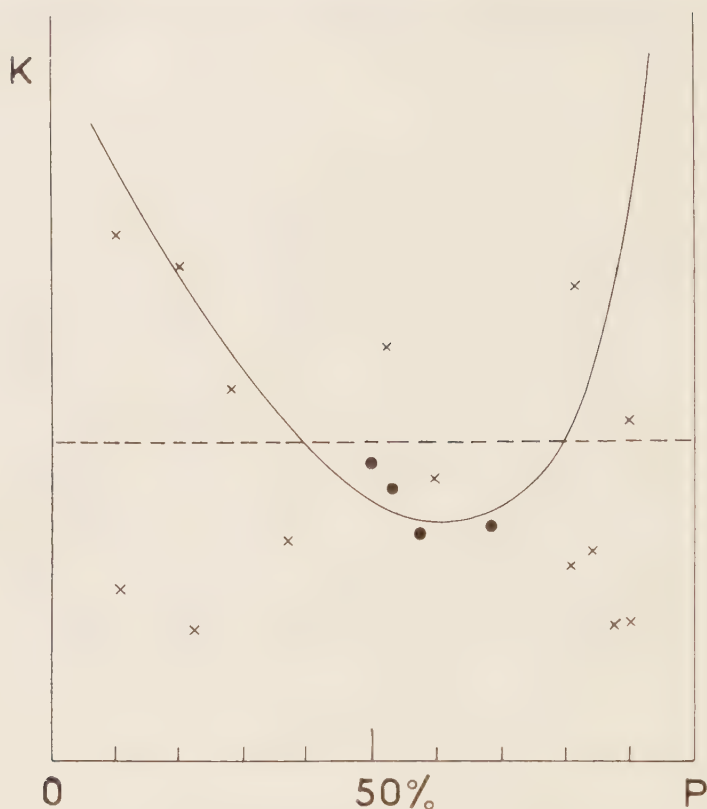
La comparaison de ces résultats à ceux de populations où la densité était moitié moindre a été effectuée dans des cages à populations dont l'effectif était de 1.000 ; l'effet d'une densité double fut testé en introduisant 400 individus dans un cristallisoir. Une densité dix fois plus faible fut assurée par l'introduction de 200 individus dans une cage de 10 litres ; les godets, nombreux, avaient été régulièrement répartis afin d'éviter le fractionnement en sous-populations autour des îlots de nourriture. Les résultats sont consignés dans le tableau XI et sur la courbe 8.

Alors que la mise en présence de 1.000 ou 2.000 individus dans une cage à populations donne un résultat analogue à celui obtenu en introduisant 200 ou 400 animaux dans un cristallisoir, les résultats diffèrent sensiblement dans le cas de 200 individus mis en présence dans une cage à populations : le coefficient sélectif prend n'importe quelles valeurs entre 0,4 et 1,6, l'écart à la panmixie ($k=1$) étant plus sensible pour les proportions extrêmes.

Une variation de la densité de 1 à 2 ou de 1 à $1/2$ ne modifie donc pas le comportement sexuel dans les conditions expérimentales envisagées et celles-ci peuvent être considérées comme homogènes. Au contraire, le passage à une densité 10 fois plus faible apporte de grosses modifications à la concurrence sexuelle ; ces modifications semblent confirmer l'hypothèse selon laquelle les variations du coefficient seraient liées à des problèmes de comportement.

TABLEAU XI
Influence de la densité.

	N° exp	Fréquence $\sigma^7 w$ dans population σ^7	Nombre de $\varnothing$ examinées	K
400 individus en cristallisoir	251	57 0/0	93	0,72
	252	50,3 "	99	0,93
	254	53,6 "	93	0,86
	255	68 "	78	0,74
200 individus en cage à populations	401	10,5 0/0	58	0,55
	401 bis	10,4 "	62	1,65
	402	20 "	68	1,55
	402 bis	22,3 "	47	0,41
	403	34,1 "	86	1,17
	404	37,3 "	53	0,69
	405 bis	47,7 "	82	2,65
	405	52,8 "	64	1,31
	406	60,2 "	77	0,88
	407	72,3 "	65	0,61
	408	82,1 "	63	1,49
	408 bis	84,5 "	85	0,66
	409	87,9 "	67	0,44
	409 bis	89,9 "	66	0,44
	409 ter	90,1 "	58	1,07



COURBE 8. — Influence de la densité.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

— 200 individus en cristalliseur ou 2.000 en cage à populations,

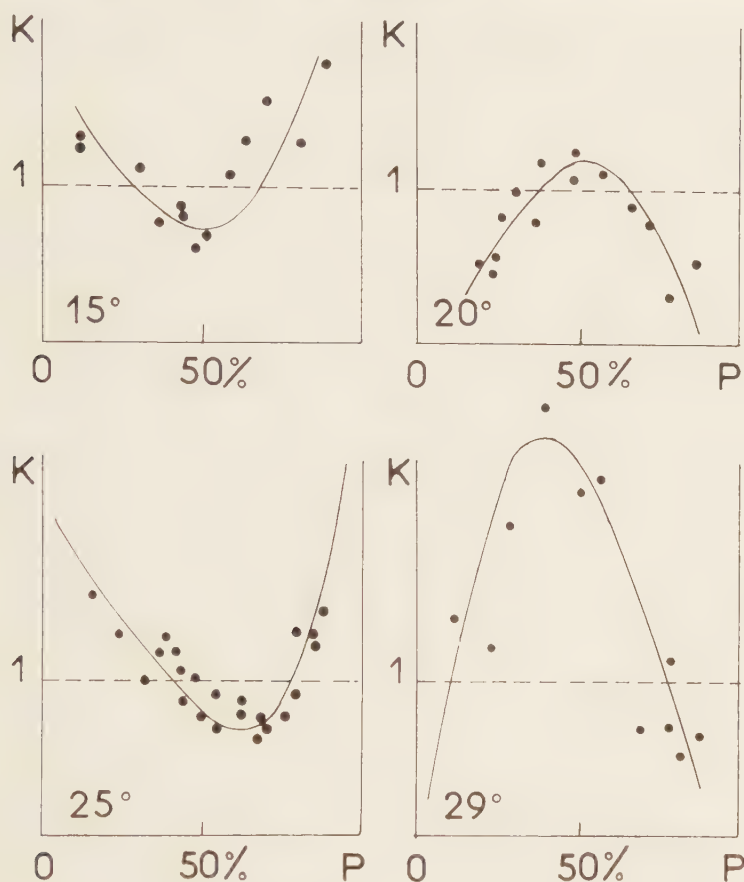
● 400 individus en cristalliseur,

× 200 individus en cage à populations.

IV. — Influence de la température.

Toutes les expériences sur la température ont été faites avec des populations de 200 individus élevés et mis en présence dans des cristalliseurs de 1 litre dès la maturité sexuelle, soit 24 heures à 15°, 18 heures à 20° et 8 heures à 25° et 29° C. La durée de la mise en présence a été fixée à 5 jours, ce temps donnant à toutes les températures envisagées des résultats homogènes et comparables à ceux des populations stationnaires. Il présente certes l'inconvénient de permettre de doubles copulations, mais celles-ci ne sont fréquentes au point de nécessiter une correction qu'à 29° C. Les résultats numériques sont portés dans le tableau XII et transcrits, avec leurs erreurs, sur la courbe 9.

Le phénomène apparaît très sensible à la température. Mais au lieu de présenter une variation régulière avec minima ou maxima d'autant plus accentués que la température s'élève, il montre une alternance de courbes à maximum et minimum. Les courbes à maximum correspondent, pour des proportions égales de mâles *white* et *sauvages*, à un coefficient d'isolement



COURBE 9. — Influence de la température.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).
En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

supérieur à 1 — l'avantage étant aux mâles *white* — tandis que les courbes à minimum correspondent dans les mêmes conditions à un coefficient inférieur à 1 — l'avantage revenant aux mâles *sauvages* —. Nous verrons ultérieurement que la même constatation peut être faite pour toutes les expériences relatives à l'introduction de *white* dans différents génomes.

Cette alternance inattendue semblerait *a priori* traduire le fait qu'à 15° et 25° la vigueur des mâles *white* est inférieure à celle des mâles *sauvages*,

tandis qu'à 20° et 29°, le phénomène est inversé. En réalité, l'avantage sélectif n'est pas une simple question de vigueur ; un autre mécanisme intervient probablement, suggéré par l'analyse des mécanismes psycho-physiologiques de la parade nuptiale et qui sera examiné avec ceux-ci au chapitre VII.

TABLEAU XII
Influence de la température.

Température	N° exp.	Fréquence ♂ w dans population ♂	Nombre de ♀ examinées	K
15°	1501	10,9 0/0	83	1,32 ± 0,41
	1501 bis	10,7 »	102	1,27 ± 0,33
	1502	18,9 »	74	1,18 ± 0,33
	1503	30 »	89	1,12 ± 0,25
	1504	36,3 »	80	0,77 ± 0,18
	1504 bis	42,8 »	92	0,86 ± 0,16
	1504 ter	43,1 »	69	0,80 ± 0,19
	1505	47,8 »	65	0,62 ± 0,16
	1505 bis	50 »	158	0,70 ± 0,11
	1506	58,6 »	70	1,09 ± 0,26
	1506 bis	63,2 »	84	1,30 ± 0,30
	1507	69,8 »	74	1,57 ± 0,44
	1508	81,2 »	55	1,27 ± 0,46
	1508 bis	81,5 »	83	1,65 ± 0,55
	1509	88,6 »	100	1,81
20°	2002	21,5 0/0	79	0,53 ± 0,17
	2002 bis	24,1 »	103	0,58 ± 0,12
	2003	28 »	96	0,87 ± 0,20
	2003 bis	32 »	90	1,02 ± 0,22
	2004	40,4 »	96	0,88 ± 0,18
	2004 bis	40,5 »	93	1,18 ± 0,15
	2004 ter	47,9 »	88	1,16 ± 0,24
	2005	49,4 »	74	1,08 ± 0,25
	2005 bis	49,4 »	102	1,25 ± 0,24
	2005 ter	56,1 »	92	0,97 ± 0,20
	2006	62 »	92	0,84 ± 0,18
	2006 bis	68,8 »	62	0,92 ± 0,25
	2007	75,3 »	68	0,79 ± 0,21
	2008	80 »	103	0,34 ± 0,14
	2009	89,6 »	93	0,16 ± 0,15
29°	2901	11,5 0/0	61	1,4
	2902	24 »	88	1,62 ± 0,33
	2903	30 »	94	2,07 ± 0,42
	2904	40 »	79	2,78 ± 0,20
	2904 bis	45,6 »	81	1,88 ± 0,13
	2905	52 »	62	2,25 ± 0,41
	2906	57,3 »	95	2,32 ± 0,56
	2907	71,6 »	82	1,15 ± 0,29
	2908 bis	80 »	72	1,13 ± 0,33
	2907 bis	80,7 »	70	0,72 ± 0,19
	2908	84,8 »	67	0,57 ± 0,15
	2909	89,6 »	77	0,59 ± 0,19

Il eût été également intéressant de déterminer si la température agit sur le développement des larves ou sur le comportement imaginal. *A priori*, l'usage de deux températures différentes pour l'élevage et pour le contact semblait pouvoir résoudre cette question. En fait, soit que les variations individuelles quant au seuil de sensibilité à la température soient considérables, soit que le choc thermique détermine une instabilité physiologique, ces expériences n'ont jamais donné de résultats homogènes.

Il est vraisemblable qu'une réponse valable ne pourra être fournie avant que les mécanismes profonds de la sélection sexuelle n'aient été analysés.

V. — Influence de l'âge sur l'activité sexuelle.

L'influence de l'âge sur l'activité sexuelle de la *Drosophile* est un phénomène connu depuis longtemps, et l'on utilise toujours des mâles âgés lorsqu'on veut obtenir des accouplements rapides. Ses répercussions sur l'isolement sexuel ont déjà été signalées par BOESIGER (1953) à propos de la concurrence *vermilion-cinnabar*. Que se passe-t-il dans le cas de *white*? Le « vieillissement » se fait-il à la même vitesse quel que soit le génotype et intéresse-t-il les femelles aussi bien que les mâles?

Les individus à examiner sont mis dès l'éclosion dans des tubes de S 101 ensemencés de levure fraîche à raison de 50 par tube et changés de tube sans anesthésie tous les deux jours de façon à assurer une nourriture régulière. L'expérience est faite dans un cristalliseur, les individus d'âge convenable étant introduits dans celui-ci simultanément et sans anesthésie; 24 heures plus tard, les femelles sont isolées en tubes individuels afin de repérer les types d'accouplement et de mesurer les coefficients sélectifs.

A. — INFLUENCE DE L'ÂGE DES FEMELLES

Des femelles écloses durant une période de 8 heures sont mises 24 heures en présence d'un nombre égal de mâles *white* et *sauvages* âgés de 12 heures. L'expérience est effectuée avec des femelles de 8 heures, de 2 jours, de 5 jours et de 10 jours. Les résultats sont consignés sur la courbe 10. Les points représentatifs de K s'intègrent parfaitement à la distribution des valeurs de K obtenues avec des individus jeunes; l'âge des femelles n'influe donc pas sur l'isolement.

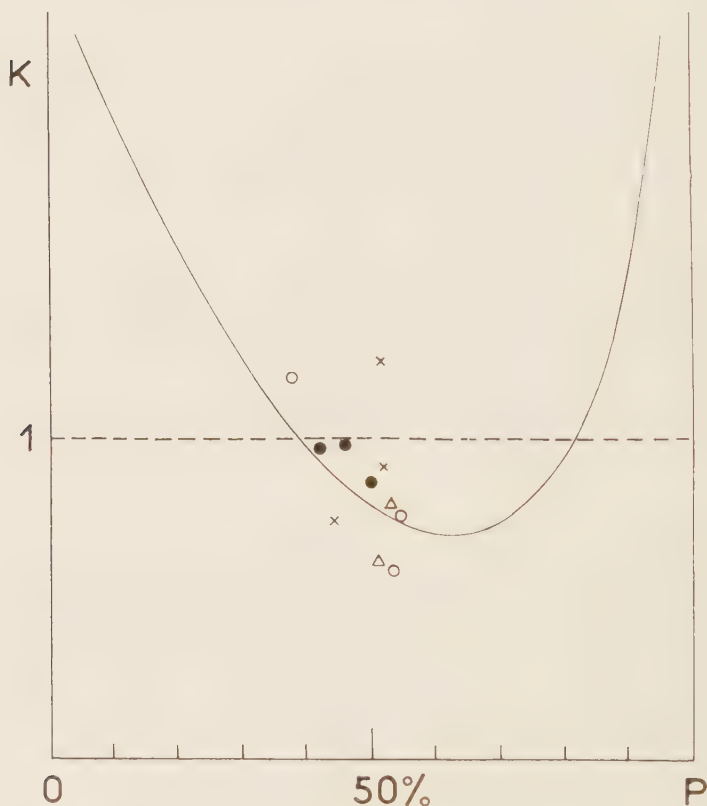
B. — INFLUENCE DE L'ÂGE DES MÂLES

Les expériences relatives au vieillissement des mâles ont été faites, pour une part durant des périodes de stabilité de la souche, pour une part durant les périodes de haute mutabilité. La technique employée est symétrique de celle utilisée pour les femelles : les femelles et les mâles jeunes sont mis en expérience à environ 12 heures; les « vieux » mâles à 12 heures plus 2 ou

5 jours. Les résultats sont portés dans le tableau XIII pour la souche stable et XIII bis pour la période de mutabilité. Les coefficients sélectifs, bien que du même ordre de grandeur pour les mâles de même âge, présentent une certaine hétérogénéité; peut-être faut-il en chercher la cause dans le fait, signalé par BASTOCK et CAIN (1955), que les mâles vieillissent entre eux et habitués par suite à être repoussés, se conduisent quelque peu anormalement lorsqu'ils sont mis en présence de femelles.

Les expériences dans lesquelles les mâles *sauvages* sont plus âgés que les mâles *white* montrent :

— que l'activité des mâles *sauvages* augmente très vite dans les premières heures de la vie puisque K est déjà égal à 0,06 lorsque les mâles *sauvages* ont 2 jours de plus que les *white* (étant donné le mode de calcul de K , ce coef-



COURBE 10. — Influence de l'âge des femelles.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- ♂ mis en contact dès la maturité sexuelle (courbe standard),
- × les ♀ ont 2 jours de plus que les ♂,
- les ♀ ont 5 jours de plus que les ♂,
- △ les ♀ ont 10 jours de plus que les ♂.

TABLEAU XIII

Influence de l'âge des mâles sur la compétition sexuelle à 25°.
Souche stable.

	N° exp.	Pro- portion de ♂ w o/o	K	K		N° exp.	Pro- portion de ♂ w o/o	K	K
Les mâles w ont 2 jours de plus que les mâles w ⁺	241 242 b 243 244 244 b	47,4 47,2 51,7 47,5 47,8	6,24 8,30 5,06 5,99 8,85	6,89	Les mâles w ⁺ ont 2 jours de plus que les mâles w	250 251 252	51,7 55 56	0,063 0,074 0,040	0,06
Les mâles w ont 5 jours de plus que les mâles w ⁺	246 245 b 246 b 250	47,7 57 58,5 44,7	41,5 21,8 38,0 31,7	33,2	Les mâles w ⁺ ont 5 jours de plus que les mâles w	260 b 261 b 262 b 263 b	49,4 45,6 48,3 48,7	0,095 0,071 0,075 0,048	0,07
Témoins : Exp. globales Contact dès la maturité sexuelle	T1155 T1255 T1355 T2555	69,4 9,2 50 57,6	0,79 1,71 0,88 0,76		Témoins (suite)	T1955 T2955 T1256 T2256	31 49 50,9 44,4	1,62 1,06 1,06 0,74	

ficient traduit un avantage inverse des mâles *sauvages* par rapport aux mâles *white* : $K_{w+} = \frac{1}{0,06}$, soit sensiblement 16);

— que cet avantage sexuel se maintient ensuite constant puisque le coefficient K est égal à 0,07 lorsque les mâles *sauvages* ont 5 jours de plus que les *white*, la différence entre 0,07 et 0,06, compte tenu de l'amplitude des erreurs, n'étant pas significative.

Les expériences inverses effectuées avec des mâles *white* âgés donnent des résultats assez différents :

— Les mâles *white*, désavantagés à la naissance, sont au bout de 2 jours plus actifs que des mâles *sauvages* très jeunes. Mais leur avantage est seulement moitié de celui des mâles sauvages dans les mêmes conditions ($K = 6,89$ lorsque les mâles *white* ont 2 jours de plus et $K_{w+} = 16$ lorsque ce sont les mâles *sauvages*) ;

— après 5 jours, l'avantage des mâles *white* devient supérieur à celui des mâles *sauvages* dans les mêmes conditions ($K \# 30$ et $K_{w+} = \frac{1}{0,07} = 14$).

Les mêmes conclusions peuvent être tirées des expériences effectuées durant la période de haute mutabilité : les mâles *white*, très désavantagés lorsqu'ils sont mis en compétition dès la maturité sexuelle ($K = 0,13$) rattrapent ce

TABLEAU XIII bis

Influence de l'âge des mâles sur la compétition sexuelle à 25°.

Octobre-novembre 1953 : période à haute mutabilité.

	N° exp.	Pro- portion de ♂ w o/o	K	$\bar{K}$		N° exp.	Pro- portion de ♂ w o/o	K	$\bar{K}$
Les mâles w ont 24 heures de plus que les mâles w^+ →	30 31 32 34	50 51,6 50 60	0,63 0,70 0,74 0,88	0,69					
Les mâles w ont 5 jours de plus que les mâles w^+ →	13 14 15 16	56 57 55 50	1,11 1,21 1,20 1,10	1,17	Les mâles w^+ → ont 5 jours de plus que les mâles w →	8 10 11	39 33 33	0,02 0,02 0,01	0,02
Témoins : individus mis en présence dès la maturité sexuelle	4 18 19 20	20 50 50 51	0,10 0,08 0,13 0,19	0,13					

Mars 1954 : période à haute mutabilité.

Individus mis en contact dès la maturité sexuelle	45 46 49 51	55,3 56,8 57,1 50	0,26 0,31 0,21 0,40	0,26					
Individus mis en contact à l'âge de 24 heures	43 44 48 47	40,5 44,3 54,4 60,9	0,71 0,51 0,50 0,38	0,44					

retard et finissent même par dépasser les *sauvages* ($K=1,17$ à 5 jours), l'avantage des *sauvages* pendant la même période n'étant multiplié que par 6 ($K=0,13$ et 0,02). Les expériences globales de mars 1954 montrent aussi que *white* est moins désavantagé lorsqu'il est mis en concurrence à l'âge de 24 heures qu'à 8 heures.

On peut donc légitimement conclure qu'à 25°, l'activité sexuelle des mâles *sauvages* augmente très vite dans les premières heures de la vie, puis atteint un plateau, tandis que celle des mâles *white*, plus faible au départ, augmente plus longtemps.

VI. — Influence de la température et de l'âge.

Tous les généticiens de *Drosophila* savent que la maturité sexuelle arrive à des âges différents selon la température ambiante. Des expériences d'isolement sexuel menées à des températures différentes ont montré l'influence de celle-ci sur le coefficient sélectif.

Des expériences de vieillissement à 20° ont été effectuées selon un protocole identique à celui précédemment exposé, la seule différence consistant dans le fait que les femelles et les mâles les plus jeunes sont âgés de 48 heures et non de 12, comme dans les expériences à 25° (des mâles de 12 heures mis 24 heures en présence des femelles n'inséminent qu'une faible fraction de celles-ci).

Les résultats, portés dans le tableau XIV, appellent quelques remarques :

— Comme à 25°, et sans doute pour les mêmes raisons, les résultats relatifs aux mâles de 5 jours sont peu homogènes :

TABLEAU XIV

Influence de l'âge des mâles sur la compétition sexuelle à 20°

	N° exp.	Proportion de σ^w →	K		N° exp.	Proportion de σ^w →	K
Les mâles w ont 2 jours de plus que les mâles w^+ →	122	49 0/0	0,80	Les mâles w^+ ont 2 jours de plus que les mâles w →	125	51,1 0/0	0,34
	124	50,5 "	0,89		126	41,8 "	0,27
	121 b	47,1 "	0,78		127	49,5 "	0,18
	122 b	48,9 "	0,85		128	47,7 "	0,20
					129	52,8 "	0,25
Les mâles w ont 5 jours de plus que les mâles w^+ →	115	36,1 0/0	3,18	Les mâles w^+ ont 5 jours de plus que les mâles w →	130 b	50 0/0	0,12
	116	54,9 "	2,46		131	51,2 "	0,19
	117	50 "	3,31		132	51,1 "	0,18
	119	51,8 "	2,43				

— les mâles *white* sont désavantagés lors même qu'ils ont 2 jours de plus que les mâles sauvages ($K \neq 0,80$), alors que les mâles *sauvages* sont, dans les mêmes conditions, fortement avantagés ($K \neq 0,20$, ce qui équivaldrait à $\frac{1}{0,20} = 5$ si les mâles *white* étaient pris comme référence).

Avec 5 jours d'écart, l'avantage revient aux mâles les plus vieux quel que soit leur génotype, mais il reste 2 fois plus marqué pour les mâles *sauvages* que pour les mâles *white* ($K_{w+} \neq \frac{1}{0,15} = 7$ au lieu de 3).

Donc à 20° comme à 25°, la vigueur des mâles *sauvages* augmente très vite puis plafonne, tandis que celle des mâles *white* augmente moins vite mais plus longtemps. Mais alors qu'à 25° l'avantage des mâles *white* plus vieux de 5 jours dépasse celui des mâles *sauvages* dans les mêmes conditions, il lui reste inférieur à 20°. Compte tenu du fait que les copulations se font dans les premières 48 heures, on s'attendrait à trouver les mâles *white* désavantagés à 20° comme à 25° dans les populations où ils sont pour moitié. Or, les expériences relatives à la température ont donné un résultat absolument différent. La vitesse de maturation sexuelle n'est donc pas le seul élément qui détermine l'action de la température sur la sélection sexuelle.

Conclusion.

La sélection sexuelle, sensible aux conditions ambiantes, en particulier nourriture et température, ne doit pas être isolée des autres types de sélection plus purement physiologiques. Elle n'a pas plus qu'eux de valeur intrinsèque et se définit en fonction des conditions de milieu.

Quant à la question qui est à l'origine de cette série d'expériences sur l'influence du milieu, on peut la considérer comme résolue : les facteurs qui se sont révélés avoir une influence considérable sur l'isolement — nourriture, température et vieillissement — sont des facteurs contrôlables dont les variations n'auraient pu passer inaperçues. L'alimentation elle-même, point certainement le plus délicat, a été assurée en fournissant toujours aux animaux en expérience un excédent de nourriture. Le résultat des expériences relatives à l'alimentation montre par ailleurs que les résultats deviennent hétérogènes dès qu'intervient une sous-alimentation. Il est donc légitime de considérer que les variations du coefficient de sélection sexuelle dans les souches à haute mutabilité étaient liées au patrimoine héréditaire de la souche.

CHAPITRE V

LE DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA COMPÉTITION SEXUELLE

Les variations du degré de compétition sexuelle entre souches isogéniques — mesuré à quelques mois d'intervalle alors que la souche présentait une haute mutabilité — permettaient de penser que le choix sexuel ne peut être considéré comme un effet pléiotrope de la mutation, mais résulte de l'interaction de plusieurs gènes. Ce déterminisme polygénique, déjà proposé par MATHER et HARRISON, qui, sélectionnant des souches pour le nombre de soies trouvaient une variation corrélative de l'isolement sexuel (1949), pouvait être confirmé par deux types d'expériences, les unes tendant à introduire le gène *white* dans une nouvelle souche, les autres à sélectionner des souches à coefficient d'isolement croissant ou décroissant. Cette sélection, étendue à des souches

dont la mutabilité serait artificiellement augmentée par bombardement aux rayons X, ou naturellement par croisement avec une souche sauvage hétérogène, devait en outre apporter confirmation du fait que les variations spontanées du coefficient précédemment constatées étaient dues à la haute mutabilité de la souche.

I. — L'action du gène *white* sur la compétition sexuelle.

Les résultats relatifs à l'influence de la mutation *white* sur l'isolement sexuel concernent une souche issue du croisement *white-Ore RC* et longuement isogénisée. Si l'isolement était uniquement un effet pléiotrope de *white*, l'introduction de celui-ci dans une souche différente ne devrait pas modifier les résultats. J'ai donc introduit *white* dans une souche capturée à Paris (5*) et conservée ensuite durant quatre ans au laboratoire, donc homogène. Le transfert s'est fait par une méthode génétique classique en utilisant une souche à chromosomes marqués et porteurs, sauf H, d'inhibiteurs d'enjambement

à savoir $\frac{\bar{C}y}{Pm} \frac{H}{SbC}$.

La souche *Oregon* est indiquée par « O » et la souche *Paris* par « P » :

$$\frac{w+O+O}{w+O+O} \times \frac{\bar{C}IB \quad \bar{C}y \quad H}{Pm \quad SbC}$$

F₁

$$\frac{wO+O+O}{\bar{C}IB \quad \bar{C}y \quad SbC} \times \frac{wO+O+O}{\bar{C}y \quad SbC}$$

puis les femelles hybrides sont croisées aux mâles Paris :

$$\frac{wO+O+O}{\bar{C}IB \quad \bar{C}y \quad SbC} \times \frac{+P+P+P}{+P+P+P}$$

dans la descendance desquels on choisit pour les croiser entre eux :

$$\frac{+P+P+P}{\bar{C}IB \quad \bar{C}y \quad SbC} \times \frac{w \quad \bar{C}y \quad \bar{SbC}}{+P+P+P}$$

ce qui donne finalement :

$$\frac{+P+P+P}{wO+P+P} \times \frac{+P+P+P}{+P+P+P}$$

La nouvelle souche que nous appellerons « régénérée » contient :

— le cytoplasme de la souche *white-Ore RC* déjà examinée,
— un chromosome I constitué par des morceaux des 2 souches et portant *w*

— les chromosomes 2 et 3 de la souche Paris, dans la mesure où les marqueurs utilisés peuvent être considérés comme des inhibiteurs absolus d'enjambement. Huit générations de croisements frère par sœur entre la souche *white*

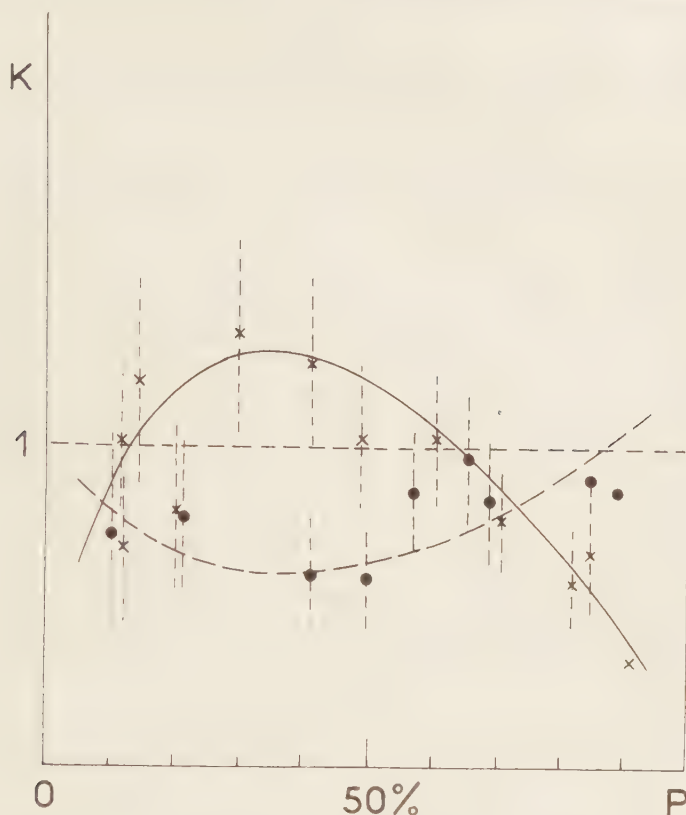
ainsi régénérée et utilisée comme mère et la souche régénérée *Paris* ont isolé les deux souches avant que ne soit mesuré le coefficient d'isolement. Les résultats sont portés dans le tableau XV et sur la courbe 11 A. Le nombre de mesures est un peu faible pour que la courbe soit parfaitement déterminée, mais il est suffisant pour montrer qu'elle diffère totalement de la courbe relative à la souche *white-Ore RC* des premières séries d'expériences.

Une répétition de l'expérience a été faite avec la même souche *w Ore* « régénérée » de la même façon que la précédente par la souche parisienne. La nouvelle souche possède donc les mêmes chromosomes 2 et 3 que la précédente, mais le premier chromosome, incontrôlé, correspond à un mélange des deux souches, de même que le 4^e. Les résultats sont portés dans le tableau XV et traduits sur la courbe 11 B. Fort différents des précédents puisque la concavité de la courbe est tournée vers le bas et que l'avantage est donné aux mâles *white* lorsqu'ils sont pour moitié dans la population, ils confirment le fait que l'isolement sexuel n'est pas un effet pléiotrope de *white*. Ils permettent en outre de penser que certains des gènes qui en sont respon-

TABLEAU XV

*La compétition sexuelle entre white et son alléломorphe normal
après remplacement des chromosomes 2 et 3
par ceux de la souche Paris.*

	N° exp.	Fréquence ♂ _w	Nombre de ♀ testées	K
1 ^{re} exp. de remplacement	501	9,9 o/o	95	0,73 ± 0,29
	502	20,8 »	78	0,79 ± 0,24
	504	41,2 »	66	0,62 ± 0,18
	505	48,9 »	84	0,58 ± 0,13
	506	56,3 »	71	0,87 ± 0,20
	506 b	65 »	88	0,96 ± 0,20
	507	68,7 »	61	0,83 ± 0,21
	508	84 »	63	0,90
	509	88,6 »	102	0,86
2 ^e exp. (ruptures du chromosome 1 différentes)	541 <i>ter</i>	11,5 o/o	102	1,03
	541 <i>bis</i>	11,6 »	85	0,68
	541	14 »	85	1,21
	542	20 »	73	0,82 ± 0,26
	543	28,9 »	75	1,35 ± 0,32
	544	40,6 »	92	1,28 ± 0,27
	545 <i>bis</i>	48,3 »	79	1,01 ± 0,22
	546	59,8 »	95	1,03 ± 0,22
	547	72,2 »	91	0,78 ± 0,17
	548	81,4 »	81	0,59 ± 0,15
	548 <i>ter</i>	84,3 »	82	0,66 ± 0,18
	549	90,5 »	101	0,34



COURBE II. — La compétition entre *white* et son allélomorphe sauvage après remplacement des chromosomes 2 et 3 par ceux de la souche Paris.

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

A — — — ● 1^{re} expérience de remplacement,

B — — — × 2^e expérience (ruptures du chromosome 1 différentes).

sables sont situés, du moins pour la souche envisagée, sur le premier chromosome. Une affirmation absolue est impossible, car il n'est pas sûr que les chromosomes 2 et 3 n'aient subi aucune rupture, aucun enjambement et 4 est incontrôlé. Des expériences sont actuellement en cours avec des chromosomes très complexes porteurs d'inhibiteurs totaux d'enjambement. Peut-être permettront-elles une localisation plus précise, si toutefois celle-ci existe : en effet, MATHER étudiant la sélection des soies et les variations corrélatives de l'isolement sexuel trouve des différences entre des souches qui ne diffèrent entre elles que par le 2^e chromosome.

Il est plus vraisemblable que la compétition sexuelle, phénomène extrêmement complexe, à la fois psychique et physiologique, est déterminée par des caractères nombreux localisés sur l'ensemble des chromosomes.

II. — La vitesse d'accumulation des gènes responsables de la sélection sexuelle.

Le déterminisme polygénique de la sélection sexuelle étant acquis, il était intéressant de mesurer la vitesse à laquelle s'accumulent les gènes qui en sont responsables.

Une lignée *white-Ore RC* et une lignée *sauvage-Ore RC*, issues toutes deux de la souche isogénique *white-Ore RC*, mais séparées depuis 50 générations sont donc mises en concurrence, les femelles et mâles *white* étant élevés séparément des mâles *sauvages* et mis en contact seulement à la maturité sexuelle. Les résultats sont portés dans le tableau XVI et la courbe 12. Cette courbe est très différente de celle obtenue avec la même souche maintenue isogénique, qui a servi de référence à toutes ces expériences. Quelle que soit la fréquence des mâles en présence, le coefficient de sélection K est toujours plus faible qu'il n'était, ce qui signifie que le désavantage sexuel attaché à *white* s'est accentué, alors que le gène *white* est resté le même. L'hypothèse relative au déterminisme génétique de l'isolement est, là encore, vérifiée : la sélection sexuelle n'est pas un effet pléiotrope du gène *white*, mais provient d'une interaction entre *white* et l'ensemble du génome. En 50 générations, les deux lignées ont évolué séparément : un certain nombre de mutations ou de remaniements différents ont pu avoir lieu dans chacune des souches, modifiant légèrement le génome et par suite le type d'interaction entre *white* et celui-ci.

Comme dans les souches à haute mutabilité, une variation considérable du degré de sélection s'est effectuée en un nombre relativement réduit de générations. L'expérience elle-même n'est certes pas à l'abri de toute critique, car en l'absence de marqueur une contamination par une Mouche étrangère à la souche au cours des 40 générations qui ont suivi la séparation ne serait plus décelable — 10 générations suffisent en effet pour assurer l'isogénisation indispensable à l'homogénéité des résultats —.

Mais cette restriction étant faite et les résultats de cette expérience n'étant pas en contradiction avec ceux d'expériences plus rigoureuses, elle mérite d'être signalée. C'est en effet sur une hypothèse de cette nature que repose la théorie de la formation allopatrique des espèces.

III. — Influence de la mutabilité sur la compétition sexuelle.

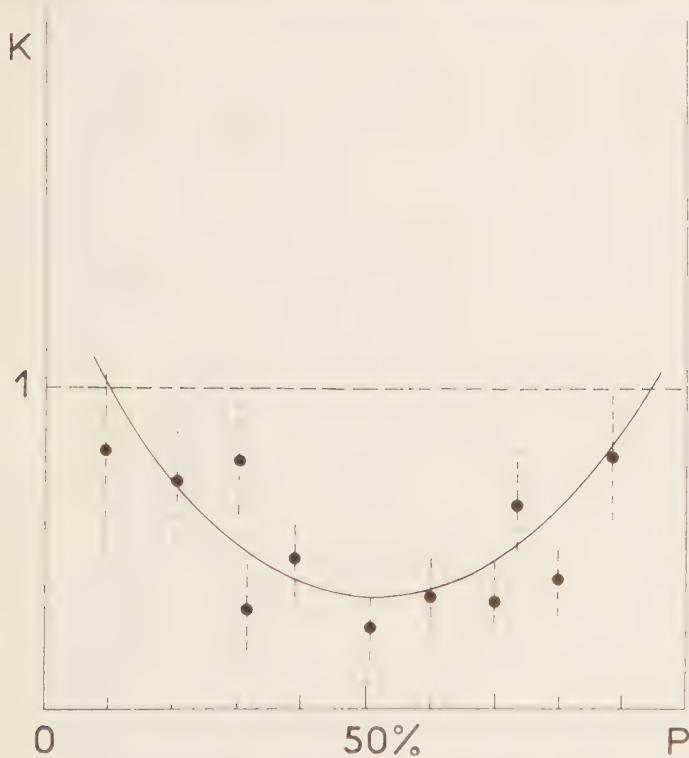
Si la variation incontrôlée de la sélection sexuelle dans les souches *Bar* et *white* est bien due à leur mutabilité anormalement élevée, il doit être possible de faire varier le coefficient de sélection entre deux mutants d'une même souche en augmentant artificiellement la mutabilité de celle-ci, par exemple, en la bombardant aux rayons X. De même, le coefficient doit présenter des valeurs variables dans une souche naturelle hétérogène ou instable.

J'ai tenté l'expérience à partir de la souche *white-Oregon* prise, à titre de

TABLEAU XVI

Lignées issues d'une même souche et séparées pendant 50 générations.

N° exp.	Fréquence σ^w	Nombre de $\varnothing$ testées	K
551	10,4 o/o	82	0,80
552 bis	20,6 "	85	0,70 $\pm$ 0,21
553 bis	30,2 "	75	0,60 $\pm$ 0,17
553	31,6 "	64	0,30 $\pm$ 0,11
554	38,9 "	83	0,46 $\pm$ 0,12
555	51,1 "	77	0,25 $\pm$ 0,07
555 bis	60,2 "	85	0,35 $\pm$ 0,12
557 bis	70,4 "	83	0,33 $\pm$ 0,07
557	73,1 "	73	0,64 $\pm$ 0,16
558	79,6 "	86	0,40 $\pm$ 0,07
559	89,4 "	90	0,64



COURBE 12. — La compétition entre white et sauvage isogénisés durant 18 générations, puis séparés pendant 50.

En abscisse : proportion de mâles white (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

référence, durant une période de stabilité et ébranlée ensuite aux rayons X puis à partir d'une souche sauvage *Pommard*, hétérogène.

La complexité de la technique employée, identique à celle des expériences de la période à haute mutabilité dissimule les variations individuelles et ne permet donc pas une sélection réelle, les écarts fortuits risquant de masquer les écarts réels quand ceux-ci sont faibles. Mais elle a été choisie pour essayer de reproduire le plus fidèlement possible les variations spontanées.

A. — SÉLECTION DANS UNE SOUCHE ISOGÉNIQUE

Afin que les variations individuelles ne soient pas trop masquées par la loi des grands nombres, j'ai, pour chaque souche, constitué 5 lignées. Au départ

TABLEAU XVII

La constance de la compétition sexuelle dans une souche stable renfermant le mutant white et son allélomorphe normal

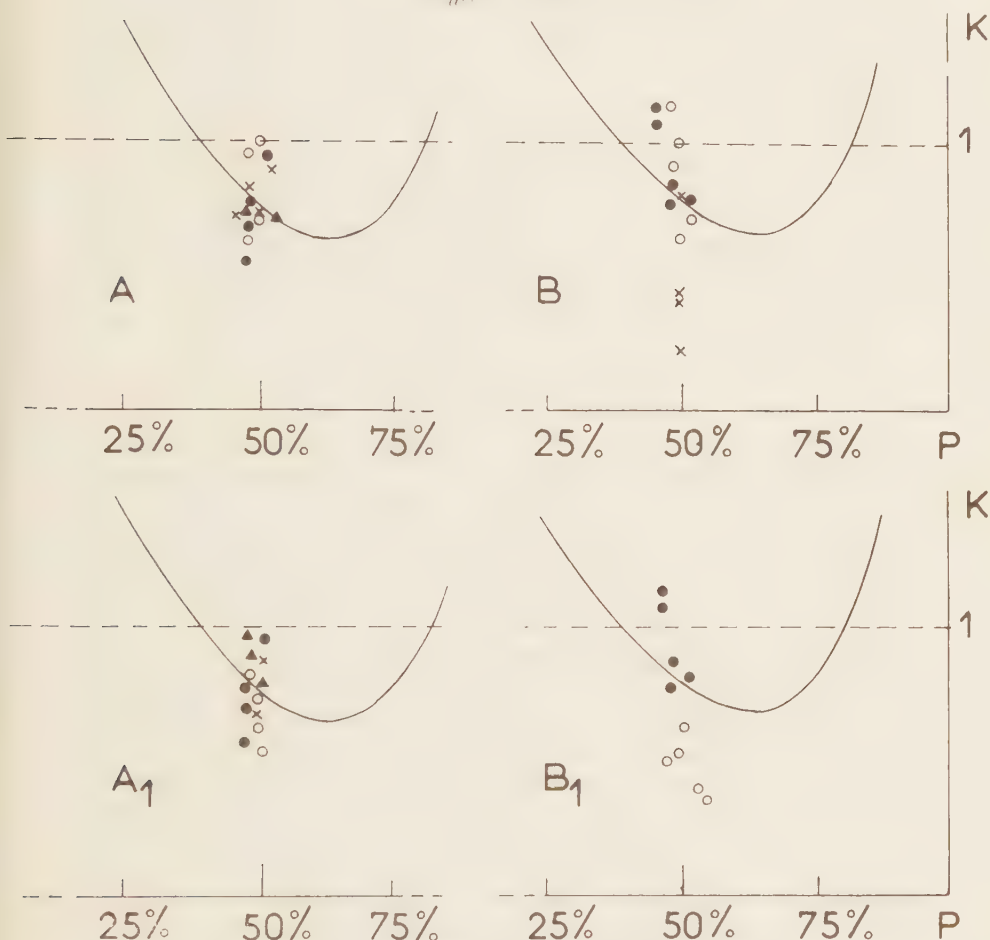
(Populations comprenant entre 47,5 o/o et 52 o/o de ♂ *white*)

Sélection maxima						Sélection minima					
Génération	N°	Proportion $\frac{\sigma}{w}$	Pères $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w^+}{w^+}$	K	Génération	N°	Proportion $\frac{\sigma}{w}$	Pères $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w^+}{w^+}$	K
1	A	51 o/o	51	46	0,96						
	B	48,4 »	41	56	0,78						
	D	48,7 »	31	58	0,56						
	E	48,9 »	38	50	0,70						
2	A partir de la lignée A					2	A partir de la lignée D				
	A2	60 o/o			0,69		a2	51 o/o	42	48	0,87
	B2	49,4 »	38	50	0,78		b2	50 »	38	56	0,68
	C2	48,4 »	42	53	0,84						
	D2	50 »	28	38	0,74						
	E2	51,8 »	32	33	0,90						
3	A partir de la lignée E2					3	A partir de la lignée b2				
	A3	50 o/o	42	42	1		a3	49 o/o	40	51	0,82
	B3	47,9 »	36	41	0,96		b3	50 »	29,5	45,5	0,64
	D3	47,8 »	20	32	0,64		c3	50,5 »	28	51	0,54
	E3	50 »	34	46	0,73		d3	50 »	32	42	0,74
4	A partir de la lignée A3					4	A partir de la lignée c3				
	B4	52,7 o/o	47	58	0,71		a4	51,5 o/o	30	35	0,80
	C4	47,4 »	30	37	0,90		d4	48,1 »	42	46	0,98
							e4	49,4 »	41	47	0,89

de chacune d'elles, un mâle *sauvage* est croisé avec 3 femelles *white*, selon le schéma suivant :

$$F_1 \quad 3 \text{ } \underset{w}{\overset{w}{\text{♀}}} \times 1 \text{ } \underset{w^+}{\overset{w^+}{\text{♂}}} \quad \downarrow$$

$$\text{♀ } \underset{w^+}{\overset{w}{\text{}}} \times \text{♂ } \underset{w^+}{\overset{w}{\text{}}}.$$



COURBE 13. — L'influence de la mutabilité des souches sur les variations du coefficient de sélection sexuelle.

A et A₁ : Souches isogéniques (Sélection des coefficients maxima et minima au cours de plusieurs générations).

B et B₁ : Souches irradiées (Sélection des coefficients maxima et minima au cours de plusieurs générations).

En abscisse : proportion de mâles *white* (p).

En ordonnée : coefficient de sélection sexuelle (K).

- Sélection en 2^e génération.
- × Sélection en 1^{re} génération.

- Sélection en 3^e génération.
- ▲ Sélection en 4^e génération.

Cette F_1 , assez nombreuse, va se croiser massivement frères par sœurs et donner une F_2 nombreuse :

$$F_2 \quad \begin{array}{c} \text{♀} \\ \text{♀} \end{array} \xrightarrow{w} \begin{array}{c} w \\ w \end{array} \xrightarrow{w+} \begin{array}{c} \text{♂} \\ \text{♂} \end{array} \xrightarrow{w} \begin{array}{c} w \\ w \end{array} \xrightarrow{w+} .$$

Les mâles et femelles de la F_2 sont utilisés pour constituer les populations dans lesquelles sera évaluée la compétition sexuelle. Les coefficients étant alors mesurés pour chacune des 5 lignées ; celles qui, pour une proportion égale de mâles *white* et *savage* présentent le coefficient le plus élevé et le plus bas sont conservées. Les résultats sont portés dans le tableau XVII et traduits par les courbes 13 A et 13 A₁.

Qu'il s'agisse de sélection maxima ou minima, les points restent assez proches de la courbe, n'excédant pas les limites d'erreur calculées lors de l'établissement de la courbe « standard », de sorte que la sélection ne signifie rien. L'homogénéité des résultats pour les différentes générations est telle que, dans les deux cas, tant sélection maxima que minima, les probabilités que les écarts soient dus au seul hasard sont comprises entre 70 et 80 o/o.

B. — SÉLECTION APRÈS IRRADIATION

Cette souche alors très stable, comme le prouvent les résultats précédents, est soumise à l'action des rayons X. Les irradiations sont calculées de manière à donner une mutabilité d'environ 2 o/o de léthaux liés au sexe, identique à celle trouvée dans la souche *Bar* pendant la période de mutabilité maxima, et égale à dix fois la mutabilité considérée généralement comme normale. 48 heures après l'irradiation — alors que les spermatozoïdes présentent le maximum de mutabilité — chaque mâle irradié est croisé avec 3 femelles *white* non irradiées. Des lignées issues de pères différents sont ainsi constituées. La F_2 de cinq d'entre elles est testée. Les résultats sont consignés dans le tableau XVIII et sur les courbes 13 B et 13 B₁. La sélection a porté essentiellement sur les coefficients maxima, une panne de l'appareil à irradiation ayant empêché le traitement de la F_2 de la souche minima.

On remarquera l'hétérogénéité des résultats, hétérogénéité accentuée d'une génération à l'autre. Plusieurs points représentatifs sont hors des limites d'erreur, et un test d'homogénéité de la souche maxima montre que les écarts ne peuvent être fortuits. Les expériences de la souche minima ne portant que sur une génération n'ont pas été analysées, mais ne semblent pas plus homogènes.

Si les variations sont assez considérables d'une génération à l'autre, les résultats présentent à chaque génération, alors que les individus testés proviennent de 5 frères irradiés simultanément, une certaine homogénéité. Le nombre d'expériences et de générations est néanmoins trop réduit pour permettre une conclusion sur ce point, l'homogénéité de chaque génération pouvant n'être que fortuite.

L'hétérogénéité des résultats dans les trois générations considérées peut s'expliquer par le fait que l'irradiation a induit un certain nombre de muta-

TABLEAU XVIII

Les variations de la compétition sexuelle après irradiation de la souche isogénique

(Populations comprenant entre 47,5 o/o et 52 o/o de ♂ *white*).

Sélection maxima						Sélection minima					
Génération	N°	Proportion ♂ <i>w</i> →	Pères <i>w</i> →	Pères <i>w</i> ⁺ →	K	Génération	N°	Proportion ♂ <i>w</i> →	Pères <i>w</i> →	Pères <i>w</i> ⁺ →	K
1	C	51 o/o	43	53	0,79						
	D	48,4 »	42	57	0,78						
	F	48,9 »	35	43	0,85						
2	A partir de E					2					
	A2	50,1 o/o	15	66	0,22						
	C2	50 »	20	50	0,40						
	D2	49,8 »	24	30	0,80						
	E2	50 »	27	63	0,43						
3	A partir de D2					3	A partir de la souche A2				
	A3	50 o/o	28	44	0,63		a3	54,3 o/o	16	37	0,36
	B3	52,2 »	28	33	0,71		b3	53,2 »	17	39	0,37
	C3	47,6 »	35	34	1,13		c3	48,9 »	33	56	0,52
	D3	49,4 »	38	43	0,90		d3	47,1 »	27	58	0,49
	E3	50 »	32	32	1		e3	50 »	29	47	0,62

tions qui ont changé les interactions de *white* et du génome, et par suite l'amplitude de la sélection sexuelle. Le phénomène constaté dans la souche à haute mutabilité spontanée a donc été reproduit expérimentalement. Mais les mutations induites par les rayons X étant plus probablement des mutations chromosomiques, il était intéressant de voir ce qui se passerait dans une souche naturellement hétérogène.

C. — SÉLECTION DANS UNE SOUCHE HÉTÉROGÈNE

La souche *Pommard*, capturée en Bourgogne et conservée au laboratoire durant 25 générations, fut utilisée pour répondre à cette question. L'élimination des mutations visibles dans le patrimoine héréditaire de la souche fut assurée par la constitution de plusieurs lignées individuelles, une lignée sans mutations visibles étant finalement conservée. C'est d'elle qu'étaient issus les 5 mâles qui devaient engendrer les 5 lignées soumises aux expériences de sélection, selon le protocole suivant, dans lequel les individus *white* de la souche *white-Ore RC* sont représentés par *w* et les sauvages de la souche *Pommard* par *w*⁺ :

$$3 \text{ ♀ } \frac{w}{w} \times 1 \text{ ♂ } \xrightarrow{w^+P} \text{ donnent : } \text{♀ } \frac{w}{w^+P} ; \text{ ♂ } \frac{w}{w^+P}$$

Les individus de cette F_1 sont très homogènes dans chaque lignée, les femelles *white* étant très consanguines et la disjonction n'existant pas chez les mâles. Croisés massivement entre eux, ils donnent une F_2 qui est moins homogène, les femelles F_1 présentant un mélange de chromosomes *white* et *Pom-mard* :

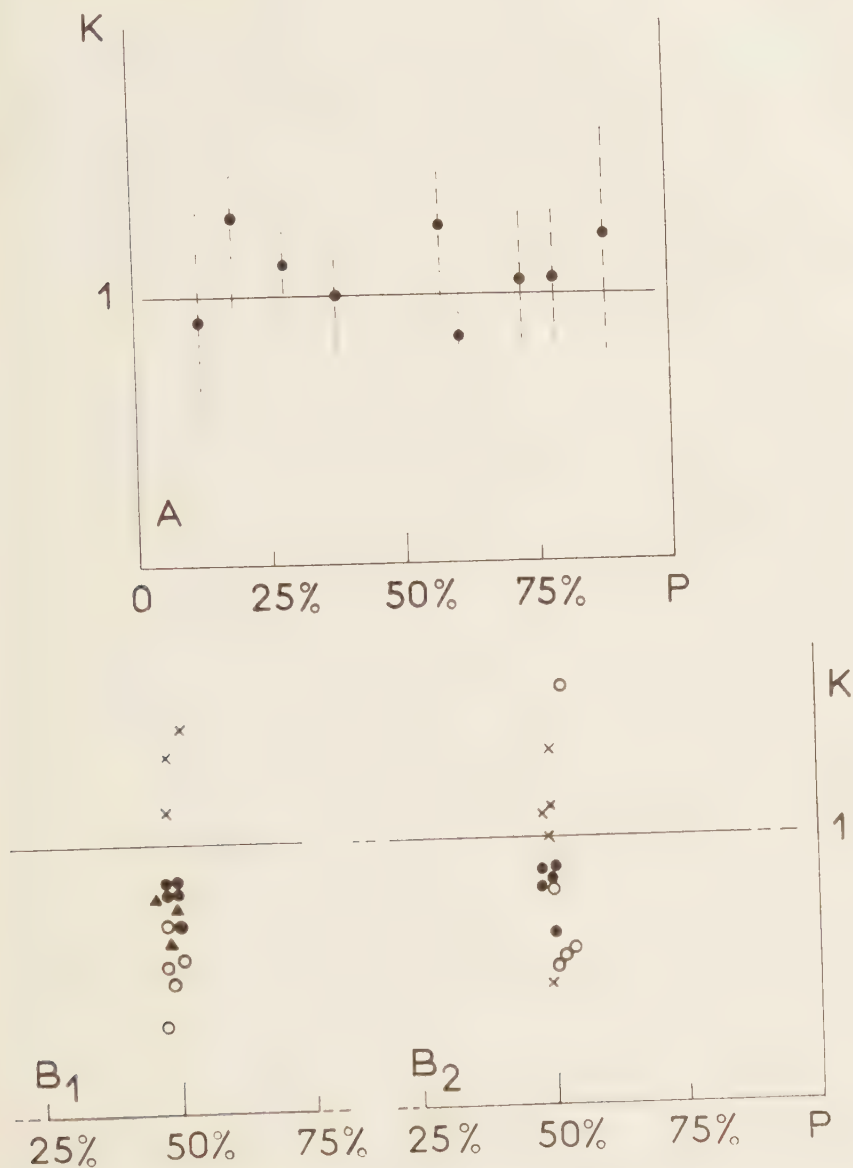
$$F_2 \quad \text{♀ } \frac{w}{w} \frac{w}{w^+P} ; \text{ ♂ } \frac{w}{w} \frac{w^+P}{w^+P}$$

TABLEAU XIX

*Les variations de la compétition sexuelle entre white
et son alléomorphe sauvage
introduits dans une souche naturelle hétérogène*

(Populations renfermant entre 47 et 50 o/o de ♂ *white*)

Sélection maxima						Sélection minima					
Génération	N°	Proportion ♂ $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w^+}{w^+}$	K	Génération	N°	Proportion ♂ $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w}{w}$	Pères $\frac{w^+}{w^+}$	K
1	A	49,4 o/o	40,5	48,5	0,85						
	B	48,9 »	37	47	0,82						
	C	50,5 »	36,5	51,5	0,71						
	D	50 »	41	49	0,84						
	E	50 »	36,5	42,5	0,86						
2	A partir de E					2	A partir de C				
	A2	49 o/o	36	28	1,34		a2	48,8 o/o	36,5	35,5	1,08
	B2	49,3 »	55	48	1,13		b2	50 »	48	48	1,08
	C2	51 »	53,5	35,5	1,44		c2	50 »	41,5	37,5	1,11
3	A partir de C2					3	d2	50 »	24	45	0,53
							e2	50,1 »	56	44	1,27
							A partir de d2				
							a3	50 o/o	37	46	0,80
							b3	52,2 »	46,5	27,5	1,55
							c3	53,9 »	27	40	0,57
4	A3	48,9 o/o	29,5	54,5	0,56		d3	51 »	25,5	45,5	0,53
	B3	49,5 »	27	40	0,69		e3	52,5 »	52	47	0,56
	C3	49,5 »	21	42	0,51		A partir de A3, le mutant <i>cinnabar</i> étant apparu dans la souche B3				
	D3	51 »	33	55	0,57						
	E3	48,4 »	18	57	0,34						
	B4	47 o/o	17	28	0,82						
	C4	49,3 »	22	56	0,63						
	D4	50 »	35	45	0,78						



COURBE 14 — L'influence de l'hétérozygotie
sur les variations du coefficient de sélection sexuelle.

A : Compétition entre Pommard et White-Ore RC.

B et B₁ : Compétition entre les hybrides au cours de plusieurs générations (Sélection maxima et minima).

● Sélection en 1^{re} génération.
× Sélection en 2^e génération.

○ Sélection en 3^e génération.
▲ Sélection en 4^e génération.

Une expérience de concurrence sexuelle de type normal faite à partir de cette F_2 , mais avec des proportions variables de mâles *white* montre qu'il n'existe plus de sélection entre les deux souches, probablement par suite d'un phénomène d'hétérosis qui neutralise le désavantage de *white* (courbe 14 A). Quant aux expériences de sélection, leur résultat est, comme pour la souche irradiée, très hétérogène, avec des différences hautement significatives (tableau XIX et courbes 14 B₁ et 14 B₂). Mais alors que dans la sélection maxima, les coefficients de sélection sexuelle sont à peu près homogènes dans chaque génération, ceux relatifs à la troisième génération de la souche minima sont totalement incohérents.

Ces variations du coefficient sont-elles dues à une mutabilité exceptionnellement élevée de la souche ou à son hétérogénéité?

Un test entrepris en vue de choisir entre les deux hypothèses n'a pu être mené à bien, un accident ayant anéanti la souche entre temps. Mais certains faits constatés lors de la détection des mutations visibles semblent indiquer une mutabilité élevée : la descendance d'un couple n'ayant montré en F_2 aucune mutation visible servit à constituer une lignée ; or la F_2 de ce couple, 4^e génération du couple primitif, présenta 6 individus porteurs de mutation sur 50 ; 4 d'entre eux possédaient des soies scutellaires en nombre anormal comme *scute* et 2 des soies courtes et épaisses du bout comme *cut*. Bien que ces mutations n'aient pas alors été identifiées, il semble bien qu'il s'agisse de mutations mendéliennes, deux systèmes polygéniques ayant peu de chances de ressortir simultanément en 4^e génération.

Ce résultat est certes trop isolé pour permettre une conclusion ferme quant à l'origine de l'hétérogénéité de la population naturelle d'où est issue la souche. Mais cette hétérogénéité existe incontestablement et l'on ne peut qu'être frappé par l'analogie entre les variations de la compétition sexuelle constatées dans cette souche naturelle et celles que l'on trouve dans les souches à haute mutabilité induite expérimentalement (tableau XX).

TABLEAU XX

*L'influence de la mutabilité des souches sur la compétition sexuelle :
homogénéité des résultats de plusieurs générations.*

Souche	χ^2	Nombre de degrés de liberté	Probabilité que les écarts soient fortuits	Signification
Sélection maximum . . .	9,1548	13	$0,70 < p < 0,80$	Homogène
Sélection minimum . . .	5,0657	8	$0,70 < p < 0,80$	Homogène
Sélection irradiée maximum . . .	34,9025	11	$p < 0,01$	Hautement significatif
Pommard maximum . . .	44,1259	15	$p < 0,01$	Hautement significatif
Pommard minimum . . .	21,8042	10	$p < 0,01$	Hautement significatif

IV. — Conclusions.

Les résultats de ces différentes séries d'expériences sont parfaitement cohérents. Il est légitime de conclure que le déterminisme de l'isolement sexuel est polygénique.

Les résultats relatifs à la sélection des coefficients dans des souches diversement isogénisées sont, dans ces conditions, tout à fait logiques : même si l'hétérogénéité de la souche irradiée correspond à des ruptures brutales, les résultats quant à la compétition sexuelle sont de même nature que ceux obtenus avec la souche naturelle *Pommard*. On ignore d'ailleurs les causes de la mutabilité naturelle ; rien ne prouve qu'elle soit fondamentalement différente de la mutabilité artificielle et que l'irradiation y soit étrangère dans tous les cas. Ces expériences reproduisent donc le phénomène trouvé dans les souches à haute mutabilité spontanée et vérifient l'hypothèse émise à l'époque selon laquelle la mutabilité est responsable des variations du coefficient.

Au contraire, je n'ai pas réussi à augmenter ou diminuer l'isolement sexuel par sélection. Est-ce à dire que celle-ci soit impossible ? Je ne le crois pas. Les expériences, conçues pour reproduire les résultats « incontrôlés » des souches à haute mutabilité, étaient telles qu'il y avait toutes chances pour que les variations collectives masquent les variations individuelles, rendant toute sélection illusoire. Une sélection de ce type ne pourra être faite, avec quelque chance de succès, qu'à partir d'individus, non de populations. Mais on revient alors à l'analyse d'un caractère polygénique très complexe qui se prête assez mal à ce type de recherches.

CHAPITRE VI

LE MÉCANISME DE LA COMPÉTITION SEXUELLE
ENTRE *WHITE* ET SON ALLÉLOMORPHE SAUVAGE

La mesure de la sélection sexuelle dans les populations renfermant les gènes *white* et *Bar* en compétition avec leurs allélomorphes sauvages a montré une variation régulière du coefficient *K* en fonction de la proportion de mâles mutants. L'étude détaillée de *white* a permis de préciser que le mode de variation était indépendant du génome et des conditions extérieures : les courbes représentatives de *K* en fonction de la proportion de mâles *white* dans la population ont toutes un maximum ou un minimum — maximum lorsque les mâles *white*, pour moitié dans la population, sont avantagés, minimum dans le cas contraire — ; elles n'en sont pas moins toutes de même type, en liaison sans doute avec un rôle majeur du mutant.

Ce rôle, et plus généralement les causes de la variation ne pouvaient guère être précisés que par l'examen des rites nuptiaux. Celui-ci fut donc entrepris pour le mutant *white*.

C'est par cette méthode que STURTEVANT (1915) mit en évidence l'isolement sexuel entre différents mutants de *Drosophila melanogaster* et détermina

quelques-uns des facteurs responsables de l'isolement. Dans les années 1940-1950, de nombreux chercheurs devaient l'employer pour essayer de déterminer la responsabilité du mâle ou de la femelle dans le choix sexuel : tandis que SPIETH (1947) sur *Drosophila willistoni* et BATEMAN (1948) sur *Drosophila melanogaster* concluent à un choix par les femelles, choix que semblent confirmer les expériences de STREISINGER (1948) avec des femelles éthérisées ou de MAYR (1950) avec des femelles sans antennes, STALKER (1942), étudiant la concurrence *virilis-americana* et MILLER (1950) les croisements interspécifiques *affinis-algonquin*, pensent que le choix est le fait des mâles.

Les recherches de SPIETH (1949) sur le groupe *willistoni*, où la cour interspécifique est interrompue tantôt par le mâle, tantôt par la femelle révèlent l'existence d'une série de stimuli-réponses entre mâle et femelle. L'examen par le même auteur (1952) des rites nuptiaux de 101 espèces différentes de Drosophiles, examen qui lui permet de retrouver la classification élaborée par PATTERSON et WHEELER (1947) met vivement en lumière la valeur évolutive de l'isolement sexuel. L'analyse génétique et éthologique par CAIN et BASTOCK (1955), puis BASTOCK (1956) de la parade nuptiale du mutant *yellow* de *Drosophila melanogaster* montre l'interaction entre excitation et inhibition ainsi que l'importance des vibrations alaires, élément que retrouve BOESIGER dans la concurrence *vermilion-cinnabar* (1957).

L'examen de *white* s'ajoutait donc à une longue série de recherches analogues, mais lié à l'analyse génétique de la sélection sexuelle sur la même souche, il pouvait éclairer certains aspects génétiques du comportement et permettre l'interprétation de certains résultats de la génétique évolutive.

1. — La parade nuptiale du mutant *white* et de son allélomorphe sauvage.

La parade nuptiale des individus sauvages de *Drosophila melanogaster* est bien connue, mais le déterminisme polygénique de la compétition sexuelle mis en évidence au cours de ce travail, de même que certains désaccords entre BASTOCK-STURTEVANT et SPIETH, rendaient indispensable l'examen des rites dans la souche *white-sauvage* utilisée jusqu'ici.

L'examen est effectué en plaçant sous la loupe, dans une petite cupule de verre à demi remplie de nourriture, un couple de chaque type. Les individus, âgés de 3 ou 4 jours, sont introduits sans anesthésie. La présence de 2 couples n'empêche généralement pas de suivre la cour, les 4 individus en présence étant reconnaissables et le temps précédant le début de la parade nuptiale différent pour les mâles *white* et *sauvages*; elle permet au contraire de montrer plus nettement le type de concurrence entre *white* et *sauvage* et d'expliquer les effets de masse constatés dans les expériences globales. Les parades nuptiales, d'abord transcrites intégralement sont ensuite décomposées en plusieurs phases selon le schéma proposé par BASTOCK; ces phases sont ensuite subdivisées lorsqu'elles semblent différer d'un génotype à l'autre. Un tableau analytique des cours suivies de copulation permet de dégager les caractéristiques de chaque type de croisement (tableau XXI). En voici les grandes lignes :

A. — MALE ET FEMELLE SAUVAGES

La parade des individus sauvages, maintes fois décrite, se présente selon le protocole classique. La première phase, l'*orientation*, est nette et observable chez tous les mâles : si la femelle est arrêtée, le mâle reste immobile derrière elle, ou la suit si elle marche. Parfois, durant la période d'immobilité, le mâle écarte légèrement les ailes et les met « en toit ».

Durant la *vibration*, le mâle, immobile ou marchant derrière ou sur le côté de la femelle — jamais de face —, la trompe plus ou moins proche de l'abdomen de celle-ci, écarte une aile à l'horizontale et la fait vibrer vigoureusement durant une dizaine de secondes, interrompt 2 ou 3 secondes, recommence tantôt d'une aile, tantôt de l'autre, puis tente de copuler, à moins qu'il n'ait essayé sitôt la première vague de vibrations. Dans 6 cas seulement sur 19, la copulation a été précédée de *léchage*. Ce léchage consiste en un fort coup de trompe donné par le mâle sur l'armature génitale de la femelle, aussitôt après la vibration. Il est suivi par la copulation.

B. — MALE SAUVAGE ET FEMELLE WHITE

La phase d'*orientation* précédant la *vibration* est beaucoup moins nette puisque je ne l'ai repérée que chez 5 mâles sur 21, soit 23,8 o/o.

Il y fait suite une *vibration* beaucoup plus longue et complexe qu'avec la femelle *sauvage* : la vibration s'effectue comme précédemment, mais en plusieurs vagues d'une dizaine de secondes chacune séparées par 2 ou 3 secondes, durant lesquelles le mâle se présente successivement derrière, de côté ou devant la femelle ; très souvent, il se met à décrire de grands cercles devant ou derrière elle en vibrant tantôt d'une aile, tantôt de l'autre.

Le *léchage* est très fréquent. Il s'y ajoute parfois des attouchements des pattes de la femelle, attouchements que le mâle effectue avec sa première paire de pattes et que je n'ai jamais constatés dans les cours adressées aux femelles *sauvages*.

C. — MALE WHITE ET FEMELLE SAUVAGE

La phase d'*orientation* pré-vibratoire semble parfois omise. Le mâle, passant fortuitement semble-t-il derrière une femelle, étend brusquement une aile et se met à la faire vibrer. La *vibration*, fort courte — de 2 à 3 secondes — est parfois suivie immédiatement de copulation, le mâle se précipitant sur la femelle.

Dans 4 cas sur 18, j'ai observé le *léchage*.

D. — MALE ET FEMELLE WHITE

La phase d'*orientation* est nette et générale. La *vibration* qui lui fait suite est effectuée le plus souvent derrière la femelle, parfois de côté. Elle se présente généralement en 2 ou 3 vagues d'une durée moyenne de 4 secondes séparées par des repos de 15 à 20 secondes et suivies de la copulation. Le *léchage*, quand il existe, se place entre les vagues de vibration. Le mâle *white*, comme le mâle *sauvage*, frotte les pattes ou l'abdomen de la femelle *white* avec sa première paire de pattes.

L'examen direct de la parade et la comparaison des 4 parties du tableau XXII permettent quelques remarques :

— Les vibrations des mâles *sauvages* sont beaucoup plus longues et vigoureuses que celles des mâles *white*, avec des vagues de vibrations de 10 secondes environ séparées par des repos de 2 secondes, contre 4 secondes de vibration pour 15 à 20 secondes de repos chez le mâle *white* ;

— le nombre de vagues de vibrations effectuées pour les femelles *white* est bien supérieur à celui destiné aux femelles *sauvages*. De même, les attouchements des pattes constatés 8 fois sur 40, soit dans 20 o/o des cas avec des femelles *white* ne l'ont été qu'une seule fois avec des femelles *sauvages* ;

— la période d'orientation est beaucoup plus nette dans les croisements homogamiques, qu'il s'agisse de *white* ou de *sauvage*, que dans les croisements hétérogamiques où elle n'apparaît pas comme un élément général du rituel (tableau XXII).

TABLEAU XXII

Signification de la différence des fréquences d'orientation en fonction du génotype des parents.

Orientation	♂ w^+	♂ w
♀ w^+	0,79 ± 0,09	0,29 ± 0,11
♀ w	0,24 ± 0,09	0,89 ± 0,07
D(♀ w^+ — ♀ w)	0,55	0,60
σ_D	0,13	0,13
Interprétation	Hautement significatif	Hautement significatif

II. — La nature des stimuli sexuels

La fréquence des vibrations alaires semble donc un élément déterminant de la compétition sexuelle. Est-il légitime dans ces conditions de considérer le désavantage de *white* comme une conséquence de la diminution de vigueur liée à la mutation ?

L'analyse du déterminisme des mouvements des ailes (WILLIAMS, 1941 et divers cités par CHADWICK, 1953) et surtout l'étude de WILLIAMS et REED (1944) relative à l'influence des mutations sur la fréquence de battement permettent de répondre négativement : bien que certaines mutations, dont quelques allèles de *white* agissent sur la fréquence de vibration des ailes en vol, *white* lui-même semble sans effet puisque 2 souches naturelles sur 3, et 4 souches dans lesquelles *white* avait été induit par rayons X ne présentaient pas une différence significativement différente de la souche témoin *sauvage*.

Il paraît en outre très probable, sinon certain, que les vitesses de vibration en vol et lors des rites nuptiaux n'ont rien de commun : l'examen des parades qui n'ont pas abouti a montré que la vibration des mâles *white* s'accélère considérablement quand ils courtisent des femelles rebelles ; BASTOCK a fait des observations analogues sur *yellow*, ce mutant courtisant bien plus vigoureusement les femelles *simulans*, rebelles à l'accouplement, que ses propres femelles. Par ailleurs, la différence entre les fréquences de vibration des mâles *white* et *sauvages*, visible à l'œil nu, dépasse de bien loin celles mesurées pour les mutants les plus défavorisés par WILLIAMS et REED.

La complication des rites destinés aux femelles *white* laisse à penser que la réceptivité de celles-ci est inférieure à celle des femelles *sauvages*. Cette interprétation est confirmée par le fait que les parades non suivies de copulation sont menées beaucoup plus vigoureusement tant par les mâles *sauvages* que par les mâles *white*.

L'allongement de la période d'orientation dans les croisements homogamiques est assez inattendu, car si l'on admet avec BASTOCK et CAIN qu'à une orientation longue correspond une excitation basse, il faut conclure que l'excitation produite par les femelles étrangères est supérieure à celle produite par les femelles identiques. Il est plus vraisemblable que des *stimuli* de nature différente interviennent dans les croisements homogamiques et hétérogamiques : ainsi, la corrélation inverse entre le temps d'orientation et de vibration mise en évidence par ces auteurs pour des croisements homogamiques se retrouve ici dans le cas des mâles sauvages, mais n'est plus valable pour les mâles *white* : le mâle *white* courtisant une femelle *white* a un temps d'orientation et de vibration bien plus long que lorsqu'il s'adresse à une femelle *sauvage*.

S'agit-il de *stimuli olfactifs* durant la phase d'orientation, les vibrations agissant en tant que telles lors de la phase de vibration ? Seule l'ablation des organes des sens correspondants permettra de le dire ; mais la détermination des sens récepteurs apparaît comme extrêmement délicate.

CHAPITRE VII

ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE DE QUELQUES STIMULI SEXUELS

La vision, qui est, de tous les sens, le plus facile à contrôler, joue un rôle très variable d'un genre à l'autre et à l'intérieur d'une même espèce. Si STURTEVANT (1915), SPIETH et HSU (1950) montrent que les croisements de *Droso-*

phila melanogaster sont généralement indifférents à la lumière, un état qui coïncide avec ceux de BASTOCK et avec les miens, RENDEL (1951) trouve que le comportement des mutants *vestigial* et *ebony* est modifié par l'éclaircissement, *ebony* étant gêné par la lumière ; chez *pseudoobscura* au contraire la lumière est indispensable au croisement (RENDEL, 1945 ; WALLACE et DOBZHANSKY, 1946). Des expériences menées à la lumière et à l'obscurité ayant donné, dans le cas du mutant *white*, des résultats comparables, je n'ai pas poussé l'analyse de ce facteur.

La différenciation entre toucher, olfaction et sens chimique s'avère beaucoup plus délicate étant donné la dispersion des organes des sens chez les Insectes. Elle serait pourtant essentielle pour interpréter chaque partie de la parade. Les expériences d'ablation d'antennes effectuées par BEGG et PACKMANN (1946) sur les mâles, par MAYR (1950) sur les femelles, bien que permettant de situer le rôle de chaque partenaire dans la danse nuptiale, ne

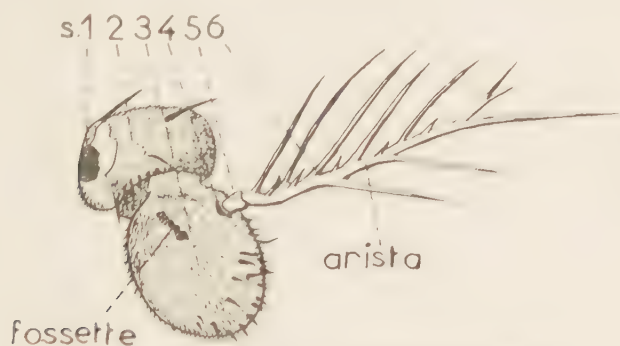


Fig. 1. — Antenne de *Drosophila melanogaster*.
Vue latérale.

régler pas le problème. En effet, le troisième segment antennaire est riche en récepteurs chimiques puisqu'il présente la fossette olfactive (FRIDGE, 1934) et des toupies et cônes sensibles aux odeurs et à l'humidité (BEGG et HOGGEN, 1946). Mais outre que d'autres récepteurs chimiques existent dans le tarse et à l'extrémité distale du tibia (BARROWS, 1907), l'ablation du troisième segment antennaire entraîne l'arista qui joint sans doute un rôle tactile à son rôle chimique. L'enlèvement de la seule arista maintient certes l'odorat, mais laisse aussi les soies sensorielles des deuxième et troisième segments antennaires et celles réparties sur toute la surface du corps. Par ailleurs, l'organe de Johnston, récepteur de vibrations, joue sans doute un rôle très important, mais l'ablation du second segment antennaire qui le porte entraîne celle du troisième avec la fossette olfactive et l'arista, tout en maintenant les organes chordotonaux du prothorax, du fémur et des ailes (HERTWECK, 1931 et autres cités par WIGGLESWORTH, 1939 et DEMEREC, 1950).

Comment, dans ces conditions, départager de façon certaine le rôle des différents sens ? D'autant que l'ablation d'un appendice risque de perturber le comportement de l'animal du seul fait de la blessure, j'ai néanmoins tenté

d'évaluer le rôle du toucher par rapport à l'odorat et à la perception des vibrations.

Des couples âgés de 24 ou 48 heures, dont l'un des conjoints a subi l'ablation des antennes ou des aristæ sont mis en tube. Après 24 heures, les mâles sont tués et la proportion de femelles fécondées est relevée. L'ablation est faite au cours de l'anesthésie nécessaire à la séparation des animaux après éclosion, afin d'écarter une action possible de la narcose. Des expériences réalisées avec des animaux normaux et des animaux blessés — en l'occurrence amputés d'une antenne — servent de témoins, les premières aux expériences relatives aux ablations d'aristæ, les secondes aux ablations d'antennes. Les expériences ont été effectuées avec des mâles *sauvages* et des femelles *white* dont la virginité est aisément contrôlable.

Les résultats sont consignés dans le tableau XXIII. Les fréquences de femelles fécondées sont suivies de leur écart type. La comparaison des résultats, faite en évaluant la validité des différences est effectuée par le test *t* de STUDENT-FISHER, les fréquences des femelles fécondées étant distribuées selon une loi binomiale et la différence de deux lois binomiales étant elle-même distribuée selon une loi binomiale. La première constatation qui s'impose est relative au choix des témoins : la différence des fréquences de fécondation chez les animaux normaux et chez ceux qui ont subi l'ablation d'une antenne est hautement significative ; cette diminution ne peut guère être imputée qu'à la blessure, puisque ces individus ont conservé l'autre antenne, olfactive et sensible. De sorte que, si l'on peut comparer les individus sans arista aux témoins normaux, ceux qui ont subi l'ablation des antennes ne peuvent être comparés qu'aux individus blessés, n'ayant plus qu'une antenne.

L'ablation des aristæ ne constitue chez le mâle qu'un léger inconvénient (0,74 insémination contre 0,88 chez les témoins). Au contraire, chez la femelle, elle diminue de moitié les chances de fécondation (0,43 contre 0,88 chez les témoins).

L'ablation des antennes constitue pour la femelle comme pour le mâle un inconvénient sérieux. Ainsi que l'avaient déjà observé BEGG et PACKMANN (1951), l'ablation des antennes diminue significativement les chances de copulation du mâle : 0,54 pour les individus sans antennes contre 0,70 chez les témoins opérés d'une seule antenne. L'examen direct de la cour chez un mâle sans antennes montre que celui-ci commence à courtiser la femelle lorsqu'elle passe tout près de lui ; mais si la parade nuptiale l'en écarte tant soit peu — et nous avons vu que les rotations de 90° sont fréquentes — il est incapable de la retrouver jusqu'à ce qu'un nouveau hasard les remette face à face ; le mâle à antennes, au contraire, retrouve la femelle de très loin et peut même la suivre à quelque distance.

Chez la femelle, l'ablation des antennes cause un dommage bien plus considérable : 0,078 pour les femelles sans antennes contre 0,62 pour les femelles opérées d'une antenne, du moins quand le contact est réduit à 24 heures. Il est assez vraisemblable que cette réceptivité bien inférieure à celle du mâle dans les mêmes conditions est due à la non-perception de l'odeur et des vibrations.

Les expériences précédentes ne permettent pas de préciser si les stimula-

TABLEAU N° III

Le rôle récepteur des antennes dans le rituel nuptial

(+ : femelles fécondées, — : femelles non fécondées).

Temps de contact	Individus sans antennes		Individus blessés (ablation d'une seule antenne)		Témoins normaux		Individus sans arête		Individus sans 3 ^e segment antennaire		
	+	—	Fréq. ♀ féc.	+	—	Fréq. ♀ féc.	+	—	Fréq. ♀ féc.	+	—
♂ opéré normal	5 heures	2	34	0,05 ± 0,03	—	—	—	—	—	—	—
	24 heures	51	36	0,54	36	12	0,70	0,06	40	8	0,83 ± 0,05
									200	36	0,88 ± 0,02
										10	0,74
										0,67	

tions reçues par les antennes sont dues aux vibrations. J'ai, pour éclaircir ce point, procédé à l'ablation du troisième segment antennaire seul.

Les expériences effectuées comme précédemment ont porté sur 106 femelles et donné 30 o/o de fécondations, soit un pourcentage bien supérieur à celui des femelles sans antennes pour lesquelles on trouve 8 o/o de fécondations. Les deux séries d'expériences différant par la présence ou l'absence de l'organe de Johnston, on peut conclure à un rôle considérable de celui-ci. La comparaison avec les femelles sans arista, comparaison de nature à montrer le rôle de la fossette olfactive est beaucoup moins satisfaisante : si la différence est statistiquement significative (0,30 contre 0,43 et $t = 2,03$) elle est de même ordre de grandeur que celle constatée entre témoins normaux (auxquels sont assimilables les femelles sans arista) et individus blessés (parmi lesquels se rangent les femelles opérées du troisième segment antennaire). Elle n'écarte donc pas l'éventualité d'un rôle de la fossette olfactive, mais ne le confirme pas. Le rôle de l'odorat apparaît infiniment moins important que ne le croyaient jusqu'ici MAYR, SPIETH ou BASTOCK et l'hypothèse de SPIETH considérant que les ailes interviennent dans la parade nuptiale en tant que propulseurs d'odeurs ne semble pas tout à fait exacte.

L'importance des antennes dans l'excitation sexuelle est due essentiellement à la présence de l'arista, réceptrice d'excitations tactiles et chimiques, et à l'organe de Johnston, récepteur de vibrations, du moins pour les types de croisements étudiés. Il est possible que les mécanismes soient un peu différents dans les croisements homogamiques où l'allongement de la période d'orientation permet d'imaginer un rôle accru de l'odorat, mais l'expérience n'a pas encore été tentée.

De toute façon, les antennes ne sont pas les seuls éléments récepteurs ; des compléments existent, constitués peut-être par les soies sensorielles du thorax et de l'abdomen, les organes chordotonaux du prothorax, du fémur et des ailes et les récepteurs chimiques des pattes. En effet, des femelles sans antennes laissées en présence des mâles durant 5 jours montrent une fréquence de fécondations de $0,77 \pm 0,08$, non seulement supérieure à celle des témoins opérés d'une seule antenne, ce qui peut s'expliquer par la cautérisation de la blessure, mais assimilable à celle des témoins normaux puisque $t = 1,37$, ce qui n'est point significatif.

Conclusions.

Malgré l'indifférence apparente du génotype des femelles, le coefficient de compétition sexuelle entre mâles *white* et *sauvages* ne dépend donc pas d'une différence de vigueur des mâles, mais de phénomènes physiologiques complexes. Il n'y a donc aucune raison de considérer le mécanisme du croisement préférentiel comme qualitativement différent de celui de l'homogamie. Le passage de l'un à l'autre a d'ailleurs été observé au cours de ce travail : alors que l'isolement entre *Bar* et *sauvage* est du type préférentiel en novembre-décembre 1949-1950, il manifeste une tendance à l'homogamie en novem-

bre 1952, tendance que trouvent aussi WRIGHT et KERR dans certaines conditions lors de l'étude d'une autre souche *Bar* (1954). De même, entre *white* et *sauvage*, la tendance à l'homogamie, bien que trop faible pour être mise en évidence pour les mesures globales, existe si l'on en croit l'examen direct.

Le coefficient sélectif étudié ici, avec son déterminisme et ses modalités peut donc aider à l'éclaircissement des mécanismes de spéciation.

Le passage possible d'un des types de croisement à l'autre est dû essentiellement au déterminisme polygénique du phénomène ; celui-ci permet qu'une sélection d'un autre type, modifiant le stock génique de la souche, entraîne la transformation de certains gènes susceptibles d'agir sur l'isolement (PETIT, 1954). BASTOCK met en évidence un phénomène de même type lorsqu'elle constate que des femelles *yellow* qui acceptaient aussi bien les mâles *yellow* que *sauvages* réagissent, après quelques générations de croisements consanguins avec *sauvage*, comme les femelles *sauvages*. Les différences significatives dans la durée de la cour entre des lignées *Lausanne* sp. et *Ore RC* trouvées par MERRELL (1949) procèdent du même mécanisme. C'est probablement ce déterminisme polygénique qui est responsable du fait que les parades nuptiales entre individus *sauvages* que j'ai observées diffèrent quelque peu de celles décrites par BASTOCK, lesquelles ne coïncident pas absolument avec celles de SPIETH. Il serait intéressant d'examiner la cour des hybrides ou la cour de *white* intégré dans un autre génome.

L'importance de la stimulation due aux battements d'ailes explique sans doute dans une certaine mesure l'influence de certaines conditions de milieu et états physiologiques sur la compétition sexuelle : REED, WILLIAMS et CHADWICK (1953) ont montré que la vitesse de vibration dépend, dans une même souche du rapport entre le volume des muscles de vol thoraciques et la taille des ailes et qu'elle est déterminée génotypiquement et phénotypiquement par les facteurs qui agissent sur la musculature et la taille. L'influence de la température et de l'âge sur la fréquence de vibration a également été mise en évidence (CHADWICK, 1953).

Génotype, alimentation, température et âge s'étant révélés susceptibles de modifier la sélection sexuelle il est assez vraisemblable que ces facteurs agissent par l'intermédiaire de leur action sur la fréquence de vibration.

Les modalités de la parade nuptiale permettent en outre de résoudre un point resté jusqu'à présent obscur : elles sont sans doute responsables des variations du coefficient d'isolement :

— lorsque les mâles *white* sont rares, les mâles *sauvages* sont au contraire très nombreux et se gênent dans leur cour ; le seuil de sensibilité des femelles est abaissé, et les mâles *white* ont la possibilité de copuler par surprise avec des femelles courtisées par des mâles sauvages ;

— mais quand le nombre des mâles *white* augmente, celui des mâles *sauvages* diminue et la concurrence que se faisaient les mâles *sauvages* diminue aussi, leur donnant l'avantage, puisque leurs chances de copulation sont supérieures à celles des mâles *white*, quand ils ne sont pas gênés ;

— les mâles *white* étant devenus très nombreux et les mâles *sauvages* rares, le seuil de sensibilité des femelles est plus élevé ; mais chaque mâle *sauvage* en train de courtiser une femelle est entouré d'un grand nombre de mâles *white*. Or, plusieurs fois, l'examen direct m'a montré qu'un mâle *white* pouvait parfaitement profiter de l'excitation d'une femelle courtisée par un mâle *sauvage* et copuler lorsque celui-ci vibre face à sa partenaire.

Ces variations sont donc susceptibles d'être rencontrées fréquemment dans les populations à densité élevée. Leur manifestation variera considérablement selon le type de parade des individus en concurrence, mais atteindra très souvent le mâle rare, tantôt pour le favoriser, tantôt pour l'écarter. Ce phénomène risque donc d'avoir certaines répercussions sur la formation des populations de *Drosophiles*, le peuplement saisonnier se faisant rapidement à partir de quelques individus sauvés par le hasard et les populations étant souvent fragmentées en îlots.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

Il reste maintenant à résumer les principaux résultats et à tenter de dégager leur signification quant à l'évolution des populations et la spéciation.

L'examen de populations expérimentales de *Drosophila melanogaster* renfermant les mutants *Bar* et *white* en concurrence avec leurs alléomorphes sauvages a révélé l'existence d'une compétition sexuelle qui se manifeste de la même façon pour les deux mutations : alors que les mâles se croisent indifféremment avec les femelles de tous génotypes, un avantage déterminé revient généralement à l'un des deux types de mâles. Cet avantage, évalué par un « coefficient de sélection sexuelle », présente une valeur constante pour une population de composition déterminée, dans des conditions de milieu données, lorsque la souche est génétiquement stable ; mais il varie en fonction des proportions de mâles en présence. Peut-être faut-il voir là l'explication de certains équilibres géniques incompréhensibles, un gène se maintenant dans une population alors que les facteurs sélectifs connus devraient normalement le faire disparaître.

Bien que l'activité sexuelle varie d'un mutant à l'autre, elle ne peut être considérée comme un effet pléiotrope de la mutation, car l'introduction de celle-ci dans un autre génome ou l'irradiation aux rayons X d'une souche homogène entraîne des modifications du coefficient sélectif. Elle est déterminée par un système polygénique sans doute assez complexe ; ainsi, MATHÉ situe les gènes responsables de la compétition entre ses lignées au niveau du second chromosome, alors qu'il semble que le premier soit également en cause dans les souches que j'ai étudiées.

La constance du coefficient sélectif est donc liée à la stabilité génétique de la souche, et l'existence à l'intérieur d'une population d'une haute mutabilité peut entraîner de brusques variations non seulement du degré de sélection, mais du type même de compétition : la souche *Bar* dans laquelle une

sélection a pu être mise en évidence plusieurs années durant a révélé, à la suite d'une période de haute mutabilité, une véritable tendance homogamique, tendance que retrouvent WRIGHT et KERR (1954).

Il semble par conséquent difficile d'admettre que la sélection sexuelle soit une simple question de vigueur des différents types de mâles en présence. L'examen direct des parades nuptiales confirme que le croisement préférentiel est, en fait, la résultante de phénomènes psycho-physiologiques complexes et que les stimuli diffèrent selon que les croisements sont homogamiques ou hétérogamiques. Il n'y a donc pas de différence fondamentale entre les croisements sélectifs et homogamiques.

Un certain nombre de facteurs extérieurs tels la température, l'alimentation ou la densité étant susceptibles d'agir sur la compétition sexuelle, les conséquences d'un passage possible de croisements sélectifs à des croisements homogamiques peuvent être considérables quant à l'évolution des populations : lorsque la mutabilité d'une population augmente, il s'y accumule une multitude de génomes divers dont les potentialités sont plus larges que celles de la population mère. Corrélativement s'établissent des isolements sexuels nouveaux, et ceci d'autant plus aisément que les conditions ambiantes, alimentation ou température, modifient la sélection sexuelle selon un mécanisme sans doute lié au développement alaire et musculaire.

La sélection sexuelle étudiée ici chez *Drosophila melanogaster*, bien loin d'être une constante de la lignée apparaît donc comme un phénomène éminemment variable, sensible à la fois aux facteurs génotypiques et aux conditions de milieu et susceptible par suite d'actions très nuancées.

On peut certes objecter que les résultats précédents relatifs à des populations expérimentales ne peuvent s'appliquer à des populations naturelles et qu'il est difficilement concevable qu'une espèce possédant de telles potentialités évolutives demeure aussi uniforme. En fait, cette uniformité est plus apparente que réelle. Des différences génétiques qui semblent correspondre à des types d'expansion différents ont été mises en évidence par CHETVERIKOV (1926) et DUBININ (1933-1934-1935) sur les populations russes à effectifs très fluctuants au cours de l'année, par LIVES (1945) et SPENCER (1947) sur les populations amér. caines toujours étendues. Récemment, une étude biométrique a permis à TEISSIER (1958) de distinguer une race japonaise et une race française. Quant à l'étude cytologique qui s'est montrée si fructueuse chez d'autres espèces, elle est encore presque inexistante pour *Drosophila melanogaster*. Des facteurs assez divers se liguent en outre pour empêcher une évolution plus rapide de l'espèce : à la variation saisonnière considérable de l'effectif des populations et à la dérive génétique qu'elle entraîne s'ajoute le caractère semi domestique de *Drosophila melanogaster* avec les transports artificiels de populations que cela implique. Quoi qu'il en soit, il n'est pas question de considérer les mécanismes étudiés ici comme les éléments d'évolution de *Drosophila melanogaster*. Il s'agit bien plutôt, comme toujours en Génétique évolutive, de rechercher des mécanismes types, des modèles susceptibles de permettre l'interprétation des résultats des Zoologistes.

Une objection plus sérieuse quant à l'application des résultats précédents réside dans le fait qu'ils sont relatifs à des populations homozygotes alors que l'hétérogénéité semble aujourd'hui la règle dans les populations naturelles. Mais l'étude détaillée de *Drosophila pseudoobscura* effectuée par l'équipe de DOBZHANSKY montre que toutes les populations présentent des équilibres chromosomiques typiques tel l'équilibre *Standard Arrowhead* dont les distributions géographique et saisonnière ont pu être analysées en fonction des conditions climatiques. Il est donc vraisemblable que des coefficients caractéristiques des génotypes les plus répandus s'installent dans chaque population et participent à l'équilibre génique au même titre que la sélection larvaire ou la fertilité.

Les populations aux conditions de milieu bien établies sont probablement peu affectées par les fluctuations de la mutabilité, la sélection éliminant constamment les génomes les moins adaptés comme elle l'a fait dans mes propres souches. Mais que l'aire d'expansion de l'espèce s'étende ou que des flots de l'aire de répartition présentent des conditions un peu différentes, et certains des nouveaux génotypes créés, plus adaptés que les anciens, s'y maintiendront. Si l'un de ces nouveaux génotypes présente une tendance à l'homogamie, tendance parfaitement concevable à l'issue de ces recherches, il tendra à constituer un îlot que le ralentissement du flot génique individualisera peu à peu, favorisant l'accumulation de gènes susceptibles d'accentuer la différenciation et par suite l'isolement.

Ces considérations sont certes assez hypothétiques, la complexité des populations naturelles rendant toute analyse de sélection sexuelle dans les conditions naturelles à peu près impossible et interdisant par suite l'approche du problème global. De nombreuses inconnues subsistent en outre quant à la mutabilité naturelle, aux effecteurs de la compétition sexuelle, aux mécanismes de passage du croisement sélectif à l'homogamie. Néanmoins, malgré ces imprécisions, la sélection sexuelle apparaît comme un mécanisme d'isolement extrêmement sensible aux modifications génétiques et écologiques. Cette plasticité en fait un facteur évolutif qui peut être primaire, puisqu'elle permet d'imaginer une différenciation sur place des populations à partir de groupes et par suite une spéciation sympatrique. Ainsi se trouve établie génétiquement l'existence d'un mode de spéciation qui, repoussé par les généticiens « comme tout à fait hypothétique » (MAYR, 1942) était pressenti par de nombreux écologistes.

RÉSUMÉ

Si l'aptitude au croisement dans les conditions naturelles est considérée depuis plusieurs siècles comme l'un des critères essentiels de l'espèce, l'étude expérimentale des « mécanismes d'isolement sexuel » ne date guère que d'une vingtaine d'années. Ceux-ci présentent pourtant une importance considérable quant à l'évolution : tantôt conservateurs, ils maintiennent l'isolement des espèces en empêchant le brassage des patrimoines héréditaires, tantôt novateurs, ils s'établissent entre deux populations, constituant une première étape vers la spéciation.

C'est ce dernier aspect qui a retenu mon attention dans l'étude de la compétition entre mutants chez *Drosophila melanogaster*.

L'examen de populations expérimentales renfermant les mutants *Bar* et *white* en concurrence avec leurs alléomorphes sauvages a révélé l'existence d'une compétition sexuelle qui, indifférente au génotype des femelles, ne se manifeste qu'entre les mâles : les mâles *Bar* sont toujours désavantagés, et ce désavantage est d'autant plus marqué que *Bar* est plus fréquent. Une sélection de type voisin a été constatée entre *white* et *sauvage* ; les mâles *white*, désavantagés lorsque leur proportion est comprise entre 40 et 80 o/o du nombre total de mâles, sont au contraire avantagés lorsqu'ils sont rares ou très abondants.

Le coefficient sélectif, resté constant dans la souche *Bar*, a varié soudainement, tandis que la souche présentait de nombreuses mutations visibles — en particulier deux triples mutations spontanées — ainsi que de multiples anomalies du taux de masculinité et une stérilité élevée des mâles. Dans la souche *white*, le coefficient, après plusieurs années de stabilité, présenta pendant une période de dix mois où la fréquence des léthaux liés au sexe monta à 10 o/o, une variation comparable à celle constatée pour *Bar* ; puis le premier équilibre se rétablit tandis que la mutabilité redevenait très faible. La présence d'un marqueur dans la souche *Bar forked* et le retour à l'équilibre primitif dans la souche *white*, excluaient l'éventualité d'une contamination par une mouche étrangère à la souche. L'analyse des conditions de milieu, bien que mettant en évidence l'action de la température et de la nutrition sur la compétition, permettait d'écarter l'hypothèse d'une variation passée inaperçue des conditions expérimentales.

Il semblait donc exister une étroite liaison entre les variations du coefficient d'isolement et la mutabilité ; le déterminisme génétique apparaissait non comme un effet pléiotrope de la mutation, mais comme la résultante d'une interaction entre cette dernière et le génome.

L'influence du génome sur le coefficient sélectif fut démontrée par les effets de l'introduction de *white* dans différentes souches : cette introduction entraînait des variations considérables de celui-ci. Par ailleurs, sa mesure à l'intérieur d'une souche isogénique *white sauvage* resta constante au cours de plusieurs générations successives, alors que la même mesure, effectuée dans la même souche irradiée aux rayons X (dose susceptible de produire 20 o/o de léthaux liés au sexe), ou croisée avec une souche sauvage hétérogène donna des résultats tout à fait incohérents bien que les conditions expérimentales fussent absolument les mêmes.

Il était donc légitime de conclure que, durant les périodes à mutabilité élevée, les souches avaient présenté non seulement des mutations visibles, mais encore des mutations physiologiques qui, réagissant avec *Bar* ou *white*, avaient modifié les facteurs déterminant la sélection sexuelle.

Cette sélection était-elle le fait d'une simple différence de vigueur entre les mutants et la forme sauvage, ou bien la résultante de facteurs plus complexes ? L'observation directe des parades nuptiales entre *white* et *sauvage* a révélé de profondes différences selon le génotype : différences non seulement entre mâles *white* et *sauvages*, les vibrations alaires des mâles *white* étant plus lentes et de moindre durée que celles des mâles *sauvages*, mais différences aussi selon

que le mâle *white* ou *sauvage* s'adressait à une femelle homogame ou hétérogame. Alors que dans le premier cas (mâle et femelle *white* ou mâle et femelle *sauvages*), la période d'« orientation » durant laquelle le mâle reste immobile derrière la femelle ou la suit est constante et toujours fort longue, elle n'apparaît que rarement dans le second cas (mâle *sauvage* et femelle *white* ou femelle *sauvage* et mâle *white*).

Il était donc vraisemblable que des stimuli de nature différente intervenaient dans les deux types de parade. Ceux-ci étant encore inconnus, une étude physiologique fut entreprise dont l'état actuel ne permet pas encore de répondre pleinement à la question posée, mais qui montre l'importance considérable de l'organe de Johnston et de l'arista comme récepteurs d'excitation sexuelle, et par suite, le rôle prépondérant des ailes ; celles-ci n'interviennent pas en tant que propulseurs d'odeurs comme on le pensait, mais comme émetteurs de vibrations.

Bien qu'il soit impossible de préciser la nature des stimuli qui interviennent dans les deux types de croisement, le croisement sélectif ne diffère donc pas fondamentalement du croisement homogamique. Le passage du croisement sélectif au croisement homogamique fut d'ailleurs constaté dans la souche *Bar* lors de la période de variation du coefficient.

Cette plasticité, jointe à la sensibilité du phénomène à certains facteurs du milieu fait de la sélection sexuelle un facteur évolutif qui peut être primaire puisqu'elle permet d'imaginer une différenciation sur place des populations à partir de groupes, et par suite une spéciation sympatrique. Ainsi se trouve établie génétiquement l'existence d'un mode de spéciation qui, repoussé par les généticiens comme « tout à fait hypothétique », était pressenti par de nombreux écologistes.

BIBLIOGRAPHIE

- BARROWS (W. M.). — 1907. — Reactions to odors. *J. Exp. Zool.*, **4**, 515-537.
 BASTOCK (M.). — 1956. — A gene mutation which changes a behavior pattern. *Evolution*, **10**, 421-439.
 BASTOCK (M.) and MANNING A. — 1955. — The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, **133**, 1-19.
 BATEMAN (A. J.). — 1948. — Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368. — 1949. — Analysis of data on sexual isolation. *Evolution*, **3**, 174-177.
 BEGG (M.) and HOBGEN (L.). — 1946. — Chemoreceptivity of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, **133**, 1-19.
 BEGG (M.) and PACKMAN (E.). — 1951. — Antennae and mating behavior in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **168**, 193.
 BERG (R. L.) (cité par SPENCER). — 1941. — *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, **32**, 71-74 et 213-215. — 1942. — *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, **36**, 71-145 et 212-218.
 BLAIR (W. T.) and HOWARD (W. E.). — 1944. — Experimental evidence of sexual isolation between three forms of mice of the Genospecies *Peromyscus maculatus*. *C. R. Lab. of Vert. Biol. Univ. of Michigan*, **26**, 1-19.
 BOESCHER (E.). — 1951. — Isolement sexuel entre deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, **7**, 178. — 1953. — Fréquence des mutations visibles dans deux populations naturelles de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **236**, 1999-2002. — 1953. — Isolement sexuel entre deux souches de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **237**, 934-936. — 1953. — Activité sexuelle des femelles et des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila mela-*

- nogaster*. C. R. Acad. Sci., **237**, 1180-1182. — 1954. — Influence de l'âge des femelles et des mâles de deux souches mutantes de *Drosophila melanogaster* sur leur fertilité. C. R. Acad. Sci., **239**, 1008-1010. — 1957. — Sur la parade nuptiale des mâles de deux souches de *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci., **244**, 2107-2110.
- BRIDGES and BREHME. — 1944. — The mutants of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington Pub.
- BURLA (H.), DA CUNHA (B.), CORDEIRO (A. R.), DOBZHANSKY (T.), MALAGOLOWKIN (C.) and PAVAN (C.). — 1949. — The *willistoni* group of sibling species of *Drosophila*. *Evolution*, **3**, 300-314.
- BUXTON (P. A.) and MELLAUBY (D.). — 1934. — The measurement and control of humidity. *Bull. Ent. Res.*, **25**, 171.
- CHADWICK (L. E.). — 1953. — The motion of the wings in ROEDER : *Insect physiology*.
- CHETVERIKOV (S. S.) (cité par SPENCER). — 1926. — *Zurn. Eksper. Biol. (Moscow)*, **2**, 3-54. — 1927. — *Verh. V. Int. Kongres. Vererb.*, **2**, 1499-1500. — 1928. — *Proc. 3d Congress Russian. Zool. Anat. Hist.*, 52-54.
- CROW (J. F.). — 1942. — Cross fertility and isolating mechanism in the *Drosophila mulleri* group. *Univ. Tex. Publ.*, 4228, 53-67.
- DA CUNHA (A. B.). — 1951. — Modification of the adaptive values of chromosomal types in *Drosophila pseudo-obscura*. *Evolution*, **5**, 395-404.
- DARWIN (C.). — 1871. — *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- DEMEREK (M.). — 1929. — Genetic factors stimulating mutability of the miniature gamma wing character of *Drosophila virilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **15**, 834-838. — 1937. — Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **22**, 469-478. — 1937. — A mutability stimulating factor in the Florida stock of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **22**, 190. — 1950. — *The biology of Drosophila*. John Wiley, New York.
- DEMEREK (M.) and KAUFMANN (B. P.). — 1941. — Utilization of sperm in *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.*, **75**, 366-379. — 1942. — *Amer. Nat.*, **76**, 445-469.
- DIEDERICH (G. W.). — 1941. — Non random mating between yellow-white and white type of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **26**, 148.
- DOBZHANSKY (T.). — 1944. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. III. Geographic strains of *Drosophila sturtevantii*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **30**, 335-339. — 1948. — Genetics of natural populations. *Genetics*, **33**, 588-602. — 1951. — *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Pr. 3d Ed. — 1951. — Reproductive isolation between *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis* under natural and under laboratory conditions. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **37**, 792-796. — 1952. — Changes induced by drought in *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, **6**, 234-243.
- DOBZHANSKY (T.) and KOLLER (P.). — 1938. — An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*. *Biol. Zentr.*, **58**, 589-607.
- DOBZHANSKY (T.) and MAYR (E.). — 1944. — Experiments on sexual isolation between geographic strains of *Drosophila willistoni*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **30**, 238-244.
- DOBZHANSKY (T.) and PAVLOVSKY (O.). — 1953. — Indeterminate outcome of certain experiments in *Drosophila* populations. *Evolution*, **7**, 198-210.
- DOBZHANSKY (T.) and STREISINGER (G.). — 1944. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. II. Geographic strains of *Drosophila prosaltans*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **30**, 340-345.
- DUBININ (N. P.) and 14 collaborators (cité par SPENCER). — 1934. — Experimental study of the ecogenotypes of *Drosophila melanogaster*, I and II. *Biol. Zurn. (Moscow)*, **3**, 166. — 1936. — Genetic constitution and gene dynamics of wild population of *Drosophila melanogaster*. *Biol. Zurn. (Moscow)*, **5**, 939-976. — 1937. — The aberrative polymorphism in *Drosophila melanogaster* (fasciata). *Biol. Zurn. (Moscow)*, **6**, 311-354.
- DURRANT (A.) and MATHER (K.). — 1954. — Heritable variation in a long inbred line of *Drosophila*. *Genetica*, **27**, 97-119.
- ELENS (A. A.). — 1957. — Importance sélective des différences d'activité entre

- mâles *eboni* et *sauvages*, dans les populations artificielles de *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, **7**, 293-294.
- FISHER (R. A.). — 1944. — *Statistical methods for research workers*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FISHER and YATES. — 1937. — *Statistical tables for biological, medical and agricultural research*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FLUGGE (C.). — 1934. — Geruchliche Raumorientierung von *Drosophila melanogaster*. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **20**, 463-500.
- GOLDSCHMIDT (E.), WAHRMAN (J.), LEDERMAN-KLEIN (A.) and WEISS (R.). — 1955. — A two years' survey of population dynamics in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **9**, 353-366.
- GOLDSCHMIDT (R.). — 1929. — Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallelinduktion. Versuche an *Drosophila*. *Biol. Zbl.*, **49**, 385-392. — 1935. — Gen und Aussen eigenschaft. Versuche an *Drosophila*. *Zeitschr. f. ind. Abst.*, **69**, 38-69 et 70-131. — 1937. — Spontaneous chromatin rearrangements and the theory of the gene. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **23**, 621-623. — 1939. — Mass mutation in the Florida Stock of *Drosophila melanogaster*. *Amer. Nat.*, **73**, 547-559.
- GOLDSCHMIDT (R.), GARDNER (E.) and KODANI (M.). — 1939. — A remarkable group of position effects. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **25**, 314-317.
- GORDON (M.). — 1947. — Genetics on *Platypæcilus maculatus* : the sex determining mechanism in two wild populations of the Mexican Platypisch. *Genetics*, **32**, 8-17.
- HALDANE (J. B. S.). — 1923. — A mathematical theory of natural and artificial selection, I à 9. *Proc. Cambridge Philos. Soc.*, **1**, 158-163. — 1932. — *The causes of evolution*. Longman, Green and Co., London.
- HARRISON (B. J.) and MATHER (K.). — 1950. — Polygenic variability in chromosomes of *Drosophila melanogaster* obtained from the wild. *Heredity*, **4**, 295-312.
- HASKIN (P. and E. F.). — 1949. — The role of sexual selection as an isolating mechanism in three species of poeciliid fishes. *Evolution*, **3**, 160-169.
- HERTWECK (H.). — 1931. — Sense organs in *Drosophila* larva and adult. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, **139**, 559-663.
- HUXLEY (J. S.). — 1938. — The present standing of the theory of sexual selection. *Evolution*, de Beer, éd., **11-42**. Clarendon Press Oxford. — 1940. — *The new Systematics*. Clarendon Press Oxford. — 1942. — *Evolution. The modern synthesis*. Harper and Bros, New York and London.
- IVES (P. T.). — 1943. — Heterogeneity in the lethal mutation rate within a wild population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **28**, 77. — 1945. — The genetic structure of American populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **30**, 167-196. — 1947. — Second chromosome inversions in wild populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **1**, 42-47. — 1950. — Mutation rate genes in evolution. *Evolution*, **4**, 236-251.
- IVES (P. T.) and ANDREWS (M. B.). — 1946. — Analysis of the sex-linked mutations in the Florida « high » stock. *Genetics*, **31**, 220.
- KNIGHT (G. R.), ROBERTSON (A.) and WADDINGTON (C. H.). — 1956. — Selection for sexual isolation within a species. *Evolution*, **10**, 14-22.
- KOOPMAN (K. F.). — 1950. — Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, **4**, 135-148.
- LAMOTTE (M.). — 1951. — Structure génétique des populations de *Cepea nemoralis*. *Bull. Biol.*, Supp. 35.
- LANGEFIELD (D. E.). — 1929. — A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. *Z. Indukt. Abstam. Vererb. Lehre*, **52**, 287-317.
- LEVENE (H.). — 1949. — A new measure of sexual isolation. *Evolution*, **3**, 315-321.
- LEVENE (H.) and DORZHANSKY (T.). — 1945. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila* : 5/ The effect of varying proportions of *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis* on the frequency of insemination in mixed populations. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **31**, 274-281.
- LEVENE (H.), PAVLOVSKY (O.) and DORZHANSKY (T.). — 1954. — Interaction of adaptive values in polymorphic experimental populations of *Drosophila pseudo-obscura*. *Evolution*, **8**, 335-349.
- L'HÉRITIER (P.) et TEISSIER (G.). — 1933. — Étude d'une population de *Drosophiles*

- en équilibre. *C. R. Acad. Sci.*, **197**, 1765-1766. — 1934. — Sur quelques facteurs du succès dans la concurrence larvaire chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Soc. Biol.*, **116**, 306. — 1934. — Une expérience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène Bar dans une population de Drosophiles en équilibre. *C. R. Soc. Biol.*, **117**, 1049.
- LUTZ (F. E.). — 1911. — Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning evolution. *Carnegie Inst. Washington Pub.*, **143**.
- MAINLAND (G. B.). — 1942. — Genetic relationship in the *Drosophila funebris* group. *Univ. Texas Publ.*, **4228**, 74-112.
- MAMPELL (K.). — 1945. — Analysis of a mutator. *Genetics*, **30**, 496-505.
- MATHER (K.). — 1941. — Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.*, **41**, 159-193. — 1942. — The balance of polygenic combinations. *J. Genet.*, **43**, 309-336. — 1953. — Genetical control of stability in development. *Heredity*, **7**, 297-336. — 1955. — Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution*, **1**, 53-61.
- MATHER (K.) and HARRISON (B. J.). — 1949. — The manifold effect of selection. *Heredity*, **3**, 1-52 et 131-162.
- MATHER (K.) and WIGAN (L. G.). — 1942. — The selection of invisible mutations. *Proc. Roy. Soc.*, sér. B, **131**, 50-64.
- MAYR (E.). — 1942. — *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New York. — 1946. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*: 6/ Isolation between *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis* and their hybrids. — 7/ The nature of the isolating mechanisms between *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **32**, 57-59, 128-137. — 1950. — The role of the antennæ in the mating behavior of female *Drosophila*. *Evolution*, **4**, 149-154.
- MCCLEINTOCK (B.). — 1950. — The origin of mutable loci in maize. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **36**, 344-355. — 1952. — *Mutable loci in maize*. Carnegie Inst. Washington Year Book, **51**, 212-219. — 1953. — Induction of instability and genic expression. *Genetics*, **38**, 579-599.
- MERRELL (D. J.). — 1949. — Selective mating in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **39**, 370-389. — 1953. — Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **7**, 287-296. — 1954. — Sexual isolation between *Drosophila persimilis* and *Drosophila pseudo-obscura*. *Am. Nat.*, **88**, 93-100.
- MILLER (D. D.). — 1950. — Mating behavior in *Drosophila affinis* and *Drosophila algonquin*. *Evolution*, **4**, 123-134.
- MORFUGO (G.) et NICOLETTI (B.). — 1956. — Sull'importanza del matrimonio selettivo per la evoluzione di popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster*. *La Ricerca Scientifica*, supp. a, **26**.
- NEEL (J. V.). — 1942. — A study of a case of high mutation rate in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **27**, 519-536.
- NICOLETTI (B.) et SOLIMA (A.). — 1956. — Sulla selezione sessuale in *Drosophila melanogaster*. *Boll. di Zool.*, **23**, 317-329.
- NONDEZ (J. F.). — 1920. — The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **39**, 207-230.
- NOVITSKI (E.). — 1947. — Genetic analysis of an anomalous sex-ratio condition in *Drosophila affinis*. *Genetics*, **32**, 526-534.
- PATTERSON (J. T.). — 1942. — Isolating mechanisms in the genus *Drosophila*. *Biol. Symp.*, **6**, 271-287. — 1943. — Studies in the genetics of *Drosophila*. III. The *Drosophilidæ* of the South-West. *Univ. Texas Publ.*, **4313**. — 1947. — Sexual isolation in the *mulleri* subgroup. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 32-40. — 1947. — The insemination reaction and its bearing on the problem of speciation in the *mulleri* subgroup. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 41-77.
- PATTERSON (J. T.) and GRIFFEN (A. B.). — 1944. — A genetic mechanism underlying species isolation. *Univ. Texas Publ.*, **4445**, 212-223.
- PATTERSON (J. T.), STONE (W. S.) and GRIFFEN (A. B.). — 1940. — Evolution of the *virilis* group in *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, **4032**, 218-250.
- PATTERSON (J. T.). — 1941. — Studies in *Drosophila* speciation. Extension of the *Drosophila virilis* group. *Genetics*, **26**, 164.

- PATTERSON (J. T.), WHARTON (L. T.) and STONE (W. S.). — 1947. — Sexual isolation between members of the *virilis* group of species. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 7-31.
- PATTERSON (J. T.) and WHEELER (M. R.). — 1947. — Two strains of *Drosophila peninsularis* with incipient reproductive isolation. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 116-125.
- PEARSON (K.) and LEE (A.). — 1903. — Assortative mating in man. *Biometrika*, **2**, 481-498.
- PETIT (C.). — 1951. — Le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol.*, **85**, 392-418. — 1952. — Un cas de haute mutabilité chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **235**, 745-747. — 1953. — Les variations du coefficient d'isolement sexuel entre des souches isogéniques de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, **237**, 203-204. — 1954. — L'isolement sexuel chez *Drosophila melanogaster*. Étude du mutant *white* et de son alléomorphe *sauvage*. *Bull. Biol.*, **88**, 435-443. — 1955. — Le déterminisme génétique de l'isolement sexuel. *C. R. Acad. Sci.*, **241**, 521-522. — 1956. — L'influence de la température sur l'isolement sexuel. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 1678-1680.
- PLOUGH (H. H.) and HOLTHAUSEN (G. F.). — 1937. — A case of high frequency without environmental change. *Amer. Nat.*, **71**, 185-187.
- REED (S. C.), WILLIAMS (C. M.) and CHADWICK (L. E.). — 1942. — Frequency of wing beat as a character for separating species, races and geographical varieties in *Drosophila*. *Genetics*, **27**, 349-361.
- REED (S. C.) and REED (E. W.). — 1950. — Competition between a white eye gene and its white type allele. *Evolution*, **4**, 34-42.
- RENDEL (J. M.). — 1945. — Genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. II. Normal and selective mating in *Drosophila subobscura*. *J. Genet.*, **46**, 287-302. — 1951. — Mating of *ebony vestigial* and *wild* type of *Drosophila melanogaster* in light and dark. *Evolution*, **5**, 226-230.
- ROEDER (K. D.) (Ed.). — 1953. — *Insect physiology*. John Wiley and Sons, New York.
- SEARS (J. W.). — 1947. — Relationships within the *quinaria* species group of *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 137-156.
- SPENCER (W. P.). — 1935. — The non random nature of visible mutations in *Drosophila*. *Amer. Nat.*, **69**, 223-237. — 1947. — Genetic drift in *Drosophila immigrans*. *Evolution*, **1**, 103-110. — 1947. — Mutations in wild populations in *Drosophila*. *Advances in Genetics*, **1**, 359-402. Academic Press, New York.
- SPIESS (G.). — 1951. — Gibt es eine partielle sexuelle Isolation den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster* Meig. *Z. Indukt. Abstam. Vererb. Lehre*, **60**, 63-83.
- SPIESS (E. B.). — 1957. — Relation between frequency and adaptive value of chromosomal arrangements in *Drosophila persimilis*. *Evolution*, **11**, 84-93.
- SPIESS (E. B.), TERRILE (B. A.) and BLUMENHEIM (U.). — 1952. — Physiological properties of gene arrangement carriers in *Drosophila persimilis*. II. Wing beat frequency and wing dimensions. *Evolution*, **6**, 421-427.
- SPIETH (H. T.). — 1947. — The mating behavior of species of the *Willistoni* group. *Evolution*, **1**, 17-31. — 1949. — The interspecific mating behavior of species of the *Willistoni* group. *Evolution*, **3**, 67-81. — 1952. — Mating behavior within the genus *Drosophila*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **99**, 395-475.
- SPIETH (H. T.) and IISU (T. C.). — 1950. — The influence of light on the mating behavior of seven species of the *Drosophila melanogaster* species group. *Evolution*, **4**, 316-325.
- STALKER (H.). — 1942. — Sexual isolation studies in the species complex *Drosophila viridis*. *Genetics*, **27**, 238-257.
- STONE (W. S.) and PATTERSON (J. T.). — 1947. — The species relationships in the *virilis* group. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 157-160.
- STREISINGER (G.). — 1948. — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. IX. Behavior of males with etherized females. *Evolution*, **2**, 187-188.
- STURTEVANT (A. H.). — 1915. — Experiments on sex-recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila*. *J. An. Behav.*, **5**, 351-366. — 1921. — The

- North American species of *Drosophila*. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, **301**, 1-150. — 1942. — The classification of the genus *Drosophila* with description of nine new species. *Univ. Texas Publ.*, **4213**, 6-56.
- STURTEVANT (A. H.) and DOBZHANSKY (T.). — 1936. — Geographical distribution and cytology of « sex-ratio » in *Drosophila pseudo-obscura*. *Genetics*, **21**, 473-490.
- TAN (C. C.). — 1946. — Genetics of sexual isolation between *Drosophila pseudo-obscura* and *Drosophila persimilis*. *Genetics*, **31**, 558-573.
- TEBB (G.) and THODAY (J. M.). — 1956. — Reversal of mating preference by crossing strains of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **4511**.
- TEISSIER (G.). — 1937. — L'élimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophiles*. 70^e Congrès des Soc. Sav. — 1945. — Mécanisme de l'évolution. *La Pensée*, **2**, 3-19 et **3**, 15-31. — 1958. — Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *An. Génétique*, **1**, 2-10.
- TIMOFEEF-RESSOVSKY (H. A. and N. W.). — 1927. — Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* population. *Arch. Entw. Mech.*, **109**, 70-109.
- TIMOFEEF-RESSOVSKY (N. W.). — 1935. — Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris*. *Arch. Naturgesch.*, **4**, 245-257. — 1940. — Mutations and geographical variation. In « The new Systematics », Huxley, Ed. 73-136.
- TINEBERGEN (N.). — 1954. — The origin and evolution of courtship and threat display. Evolution as a process. George Allen and Unwin, Ltd., London.
- TINIAKOV (G.). — 1939. — Highly mutable stock from a wild population of *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci., U.R.S.S.*, **22**, 609-612.
- VALADARES (M.). — 1938. — Déclenchement d'une haute mutabilité chez une lignée pure de *Drosophila melanogaster*. *Revista agronomica*, **25**, 363-383. — 1940. — Réarrangements somatiques spontanés dans les chromosomes des glandes salivaires de *Drosophila melanogaster*. *Scientia genetica*, **2**, 92-100.
- WALLACE (B.). — 1948. — Studies on « sex-ratio » in *Drosophila pseudo-obscura*. I. Selection and sex-ratio. *Evolution*, **2**, 189-217. — 1950. — An experiment on sexual isolation. *D. I. S.*, **24**, 94-96. — 1952. — Adaptive values of experimental populations. *Evolution*, **6**, 333-341.
- WALLACE (B.) and DOBZHANSKY (T.). — 1946. — Experiments on sexual isolation. VIII. Influence of light on the mating behavior of *Drosophila subobscura*, *persimilis* and *pseudo-obscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **32**, 226-234.
- WHARTON (L. T.). — 1942. — Studies in *Drosophila* speciation. 6. The *Drosophila repleta* group. *Genetics*, **26**, 174.
- WHEELER (M. R.). — 1947. — The insemination reaction in intraspecific mating of *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, **4720**, 78-115.
- WIGGLESWORTH (V. B.). — 1939. — *Principles of insect physiology*. Methuen, London.
- WILLIAMS (C. M.). — 1941. — A morphological and physiological analysis of the flight of *Drosophila* with special reference to the factors controlling the frequency of wing-beat. *Phil. Doct. Thesis Harvard Univ.*
- WILLIAMS (C. M.) and REED (S. C.). — 1944. — Physiological effects of genes : the flight of *Drosophila* considered in relation to gene mutation. *Amer. Nat.*, **78**, 214-223.
- WRIGHT (S.). — 1921. — Systems of mating. *Genetics*, **6**, 11-178. — 1931. — Evolution in mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97-159. — 1940. — Consequences of mendelian heredity in relation to speciation. *The new Systematics*, 161-183. Huxley (Ed.).
- WRIGHT (S.) and DOBZHANSKY (T.). — 1946. — Genetics of natural populations. *Genetics*, **32**, 142-160.
- WRIGHT (S.) and KEER (W. E.). — 1954. — Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Forked. II. Bar. *Evolution*, **8**, 172-177 and 225-240.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Le mécanisme des vibrations alaires chez les Insectes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 21 mars 1958.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

